SHOUT
SHARE
IT

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:
HANS ULRICH

33. Jahrgang · 1982 · Heft 1–4

BONN

SELBSTVERLAG

Vom 33. Jahrgang, 1982, erschienen

Heft 1 (p. 1–112) April 1982
Heft 2–4 (p. 113–412) Oktober 1982

ISSN 0006–7172

590.543
B71
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SMITHSONIAN
JUN 9 1982
LIBRARIES

SCHRIFTLEITUNG:
HANS ULRICH

33. Jahrgang · 1982 · Heft 1

BONN

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982) Heft 1

Ausgegeben im April 1982

Inhalt

Seite

Prof. Dr. Ernst von Lehmann 70 Jahre 1

HUTTERER, R.: Biologische und morphologische Beobachtungen an Alpenspitzmäusen *(Sorex alpinus)* 3

PETERS, G.: Zur Fellfarbe und -zeichnung einiger Feliden (Mammalia, Carnivora) 19

DOBLER, H.-J.: Temperaturregulation und Sauerstoffverbrauch beim Senegal- und Zwerggalago *[Galago senegalensis, Galago (Galagoides) demidovii]* .. 33

INGELS, J.: Separation in the field of White-fronted and Grey-fronted Doves *(Leptotila verreauxi* and *Leptotila rufaxilla)* 61

BUSSE, K.: *Brachygalaxias gothei* n. sp. (Pisces: Galaxiidae) aus Chile 71

COIFFAIT, H.: Nouveaux Staphylinides afghans du Muséum A. Koenig de Bonn 75

Buchbesprechungen 99

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Die Zeitschrift wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie. Mit Rücksicht auf die Sammlungen und Ziele des Museums werden Arbeiten über Wirbeltiere und Arthropoden bevorzugt angenommen.

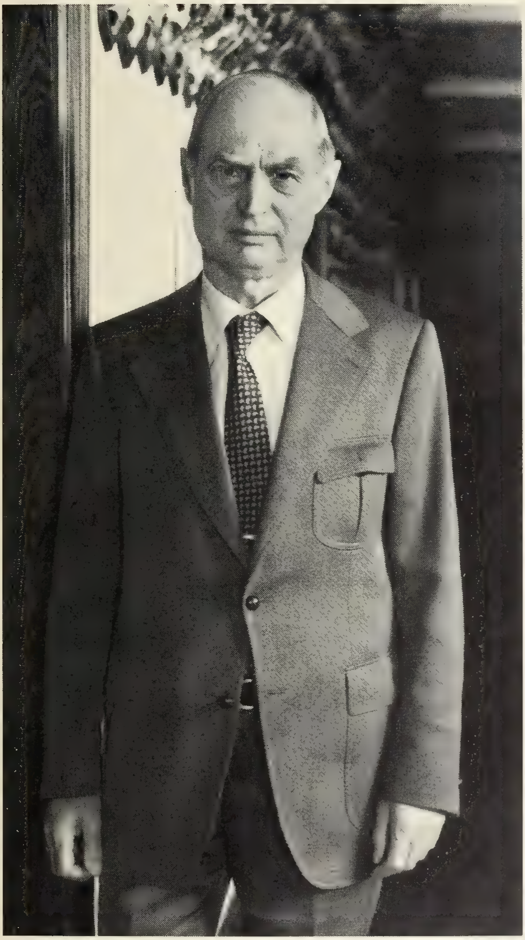
Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können. Der Bezugspreis mußte mit Beginn des laufenden Jahrgangs erhöht werden und beträgt jetzt 18,— DM je Heft bzw. 72,— DM je Jahrgang (einschließlich Versandspesen). Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere gegen Erstattung der Herstellungskosten beziehen.

Die Verfasser von Beiträgen werden gebeten, ihre Korrespondenz an die Schriftleitung zu richten. Für die Bearbeitung von Kaufaufträgen und den Zeitschriftentausch ist die Bibliothek des Instituts zuständig. — Anschrift: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1.

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Jahrgang 33 1982 Heft 1

Prof. Dr. ERNST VON LEHMANN



vollendete am 27. Februar 1982 sein 70. Lebensjahr. Seit mehr als 30 Jahren forscht und wirkt er in der Säugetierabteilung des Museum Alexander Koenig. Ihm ist zu verdanken, daß die Sammlungen, nach dem Kriege in chaotischem Zustand, heute wohlgeordnet und sicher untergebracht sind. Seine intensive Sammeltätigkeit in verschiedenen Regionen Europas, Vorderasiens, Nordafrikas und Mittelamerikas trug wesentlich zur heutigen Bedeutung der Säugetiersammlungen bei. Die Ergebnisse seiner unermüdlichen Forschungstätigkeit auf theriologischem und ornithologischem Gebiet hat er bisher in rund 180 wissenschaftlichen Aufsätzen niedergelegt.

*Vor allem die europäische Säugetierkunde verdankt
ihm viel; immer wieder führte ihn sein feines Gespür
für Probleme und Details an kritische Punkte,
sei es die Taxonomie der europäischen Hausmäuse,
Waldspitzmäuse, oder der paläarktischen Rehe.
Viele seiner zunächst skeptisch aufgenommenen
Beobachtungen und Hypothesen haben sich inzwischen
als begründet erwiesen und bilden gegenwärtig
an verschiedenen europäischen Instituten
Gegenstand intensiver Forschungsarbeiten.
Auch nach seinem offiziellen Eintritt in
den „Ruhestand" im März 1977 gehört der Jubilar
zu den ständigen Mitarbeitern des Museums.
Unermüdlich wie bisher verfolgt er Probleme
der Vererbung von Zeichnungsmustern und leitet
Kreuzungsversuche mit verschiedenen Pferderassen.
Wir wünschen unserem Kollegen noch viele Jahre
begeisterten Schaffens und Freude an der Naturforschung.*

R. Hutterer

Biologische und morphologische Beobachtungen an Alpenspitzmäusen (*Sorex alpinus*) *)

von

R. HUTTERER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Über die Biologie der Alpenspitzmäuse ist wenig bekannt. Lebend wurde die Art bisher kaum gehalten, nur einmal findet sich in der Literatur ein Hinweis auf eine geglückte Zucht in Gefangenschaft (Kahmann 1952). Angaben zur Ethologie und Ontogenese fehlen vollständig, aber auch die äußeren Merkmale der Art sind nur lückenhaft beschrieben. Besser bekannt ist ihre geographische Verbreitung und das, was sich aus Fallenfängen und Sammlungsmaterial ablesen und erschließen läßt.

Es scheint mir daher lohnend, einige Beobachtungen mitzuteilen, die ich im Laufe von fünf Jahren zusammengetragen habe. Nach erfolglosen früheren Versuchen fing ich 1978, 1979 und 1980 Alpenspitzmäuse im Tessin (Schweiz) und in Oberösterreich und Vorarlberg (Österreich). Ein 1979 lebend gefangenes ♀ hielt und beobachtete ich ein Jahr im Terrarium, danach verschwand das Tier spurlos aus seinem gläsernen Käfig und demonstrierte mir damit nachdrücklich die ausgezeichnete Kletterfähigkeit seiner Art. Für morphologische Studien standen mir 12 Alkoholexemplare zur Verfügung, beobachtet wurde mit einer Stereolupe und zugehörigem Zeichenspiegel. Zum Vergleich wurden je 10 Alkoholexemplare der Arten herangezogen, die im gleichen Lebensraum wie *S. alpinus* vorkommen: *S. araneus*, *S. minutus*, *Neomys fodiens* und *N. anomalus* (nur 4 Ex.). Daneben stand mir das Balg- und Schädelmaterial von *S. alpinus* im Museum Alexander Koenig (= ZFMK) zur Verfügung (26 Ex.), Material anderer Museen wurde ebenfalls studiert.

Ergebnisse

Äußere Erscheinung

Die Alpenspitzmaus ist einheitlich schieferschwarz gefärbt, aber Hinterfüße, Hände und Schwanzunterseite heben sich leuchtend weiß dagegen ab. Der Rüssel ist fleischig rosa und in einer Länge von 2–3 mm haarlos. Die

---

*) Herrn Prof. Dr. Ernst von Lehmann zum 70. Geburtstag herzlichst gewidmet!

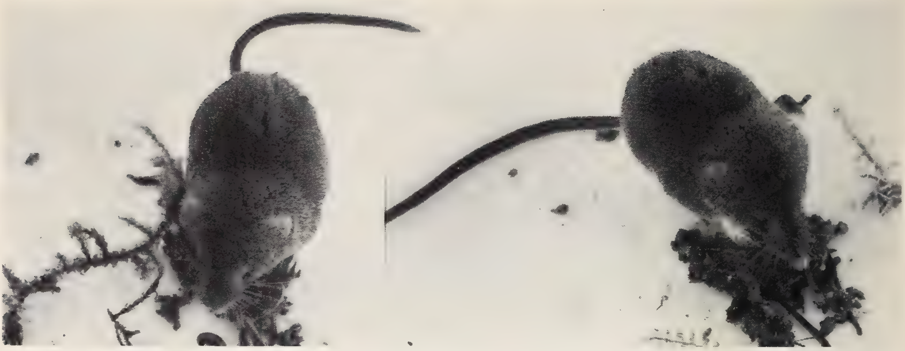


Abb. 1: Alpenspitzmaus beim Verzehren von kleinen Erdwürmern. Aufgenommen am 18. September 1979 in Gargellen, Vorarlberg, unmittelbar nach dem Fang des Tieres (ZFMK 80809). Zu erkennen ist die relative Verlängerung des Schwanzes durch die Verkürzung des Körpers beim lebenden Tier.

rund 18 mm langen Schnurrhaare (Niethammer 1960) sind ebenfalls weiß gefärbt. Die Ohren sind im Fell verborgen, ihre Konturen aber gut erkennbar; äußerlich läßt sich kaum feststellen, daß die Ohrmuschel etwas länger ist als bei der Waldspitzmaus (Burda 1980). Der Schwanz ist etwa körperlang, er wirkt beim lebenden Tier aber viel länger, weil die Spitzmaus meist einen Buckel macht und so den Körper verkürzt (Abb. 1). Auffällig ist der weiße, kahle Augenring (Abb. 2); beim ruhenden, entspannten Tier ist er kaum zu sehen (Abb. 1), streckt die Spitzmaus aber den Kopf weit hervor, zum Beispiel beim Erkunden aus einem Versteck heraus (Abb. 2), dann spannt sich die leicht bewegliche Kopfhaut, und der Augenring tritt deutlich hervor. Beim Balgen einer Alpenspitzmaus wird dieser Effekt durch das Ausstopfen hervorgerufen. Drei Merkmale, schwarzes Fell, rosa Rüssel und weißer Augenring, geben der Alpenspitzmaus etwas vom Aussehen eines Maulwurfs und unterscheiden die Art deutlich von allen anderen europäischen *Sorex*. Die kleinasiatische *Sorex raddei* sieht ihr allerdings ähnlich. — Gute Abbildungen der Alpenspitzmäuse sind selten. Das einzige mir bekannte Lebendfoto (von P. Vogel) enthält die Arbeit von Rahm (1976) über die Säugetiere der Schweiz; andere Abbildungen bei König (1969) und Pelikán, Gaisler & Rödl (1979) zeigen frischtote Tiere. Erwähnenswert sind auch die Zeichnungen von Murr in dem Tafelwerk von Mehl & Murr (o. J.), allerdings fehlt dem dort gezeichneten Tier der weiße Augenring.

Farbabweichungen

Zuverlässige Angaben über Farbabweichungen liegen bisher nicht vor, mit Ausnahme eines Tieres mit dunkler Schwanzunterseite aus Österreich (Spitzenberger 1978). Die flavistische Form *Sorex antinorii* Bonaparte 1840 wurde zwar von Blasius (1857) zu *S. alpinus* gerechnet und ebenso mit Fragezeichen von Miller (1912) und Ellerman & Morrison-Scott (1966), doch bezog von Lehmann (1963) sie mit gutem Grund auf die Art *S. araneus* und legte einen Neotypus fest. Die Betrachtung der Originaltafeln von Bonaparte (1840) liefert weitere Argumente dafür, denn außer dem umstrittenen flavistischen Exemplar mit ungewöhnlich langem Schwanz zeigt die Tafel ein Jungtier von *S. antinorii*, welches eine ganz typische *S. araneus* in Färbung und Körperproportionen darstellt. Außerdem fing E. von Lehmann in den Südalpen, dem möglichen Herkunftsgebiet der *S. antinorii*, eine flavistische *S. araneus* (ZFMK 73260, Soglio/Graubünden, Schweiz), die in ihrer Färbung der Tafelabbildung von *S. antinorii* sehr nahe kommt (von Lehmann & Schaefer 1973).

Bei der Durchsicht zahlreicher europäischer Sammlungen fand ich nur eine deutliche Farbabweichung. Das Britische Museum besitzt das Stopfpräparat einer albinotischen Alpenspitzmaus mit folgenden Angaben: Sammlungsnummer B.M. (N.H.) 20.15.33.6, ♂, *S. alp.* var. *albus*, St. Gotthard, 30. August 1878, Sammlung Wiebke, Hamburg. Das Fellchen ist reinweiß, ein Vermerk auf dem Podestchen („rote Iris nachgebildet") belegt, daß es sich um einen echten Albino handelt.

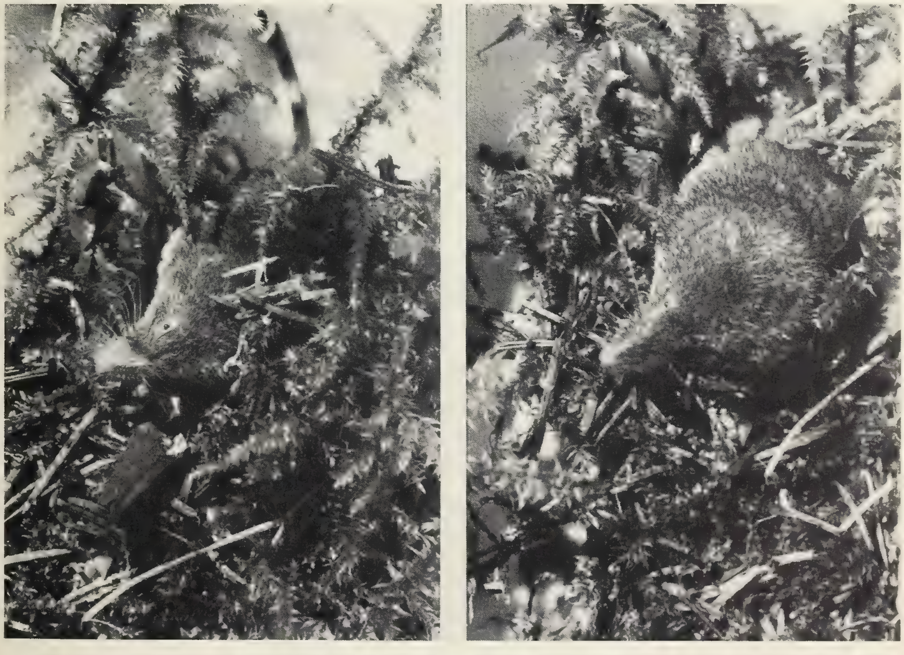


Abb. 2: Alpenspitzmaus beim neugierigen Schnuppern aus einem Moos-Versteck (Aufnahme im Terrarium). Zu erkennen ist die Vergrößerung des nackten Augenringes durch Streckung der Kopfhaut.

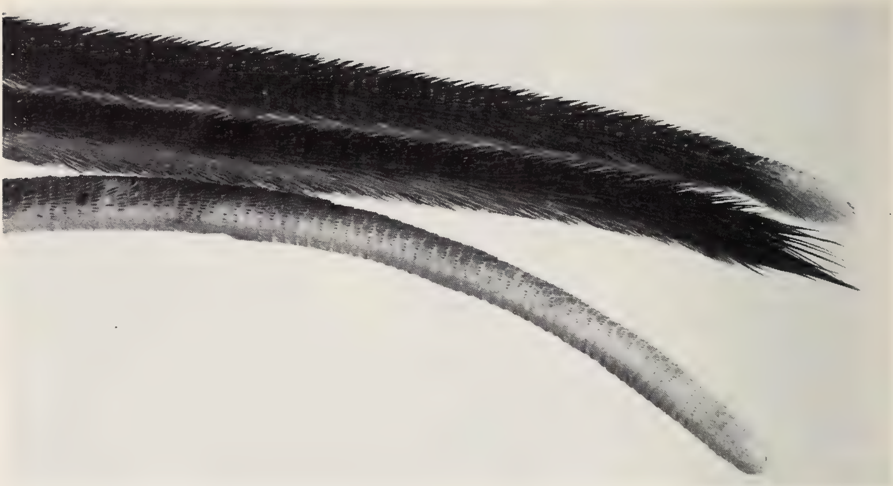


Abb. 3: Altersveränderungen am Schwanz von *Sorex alpinus*, Seitenansicht. Oben: dicht behaarter Schwanz mit weißer Spitze eines juvenilen Weibchens (ZFMK 811783). Mitte: dicht behaarter Schwanz mit normalem, schwarzem Haarpinsel eines juvenilen Weibchens (ZFMK 811784). Unten: stark abgestoßener Schwanz eines adulten Männchens (ZFMK 811786). — Foto Museum Koenig (E. Schmitz); alle übrigen Abbildungen vom Verfasser.

Eine kleinere Farbabweichung ist bei einer Alpenspitzmaus vorhanden, die ich am 25. August 1980 auf der Kasbergalm (1 500 m) oberhalb Grünau, Österreich, fing (ZFMK 811783). Das jugendliche ♀ hat einen weißen Schwanzpinsel (Abb. 3). Auch ein Balg unserer Sammlung aus Hochfelln, Oberbayern (ZFMK 811746, leg. F. Frank, 3. August 1954), hat einen weißen Schwanzpinsel; es handelt sich ebenfalls um ein jugendliches ♀. Auch das von Murr gezeichnete Tier (Mehl & Murr, o. J.) hat diese weiße Schwanzspitze! Bei *S. araneus* kann der Prozentsatz von Tieren mit weißer Schwanzspitze sogar recht hoch sein (Corbet 1963), bei *S. alpinus* ist er offenbar niedrig. Ich kenne den weißen Schwanzpinsel als Jugendmerkmal von *S. minutus* und *S. araneus.*

Alterserscheinungen

Spitzenberger (1978) unterscheidet bei *S. alpinus* auf Grund der Zahnabkauung fünf Altersklassen. Ich tat dies 1976 bei *S. minutus* und *S. araneus* nach der Beobachtung lebender Tiere in Gefangenschaft (Hutterer 1976) und nannte die fünf Altersstadien juvenil, immatur, young adult, old adult und senil. Soweit sich das nach dem vorliegenden Material beurteilen läßt, verlaufen die Altersveränderungen bei *S. alpinus* entsprechend. Jugendliche Tiere haben einen schmalen, spitz zulaufenden Kopf, die Ohren sind im Fell versteckt, der Körper ist glatt und schlank, und der Schwanz ist dicht behaart und hat eine buschige schwarze, zuweilen auch weiße Spitze. Alte und senile Tiere haben einen breiten Kopf mit aufgewölbten Oberlippen, die Ohren sind weniger dicht behaart, der Körper massiger, und der Schwanz ist mehr oder weniger kahl. Bei der Alpenspitzmaus ist letzteres viel stärker ausgeprägt als bei anderen Arten; bei alten *S. alpinus* ist der Schwanz so abgestoßen, daß selbst die Haarwurzeln nicht mehr zu erkennen sind (Abb. 3). Das läßt sich nicht mehr allein als Alterserscheinung erklären, sondern muß im Zusammenhang mit der Ökologie der Art verstanden werden (s. u.). — Alte Männchen unterscheiden sich von jungen auch dadurch, daß die Hoden äußerlich sichtbar hervortreten und das Scrotum und sogar die gesamte Schwanzwurzel kahl sind. Ein altes ♂ aus dem Riesengebirge (ZFMK 3733, Oberschreiberhau, leg. G. Stein, 15. Oktober 1936) hat im Nackenfell einen weißen Fleck, wahrscheinlich als Folge einer Nak-

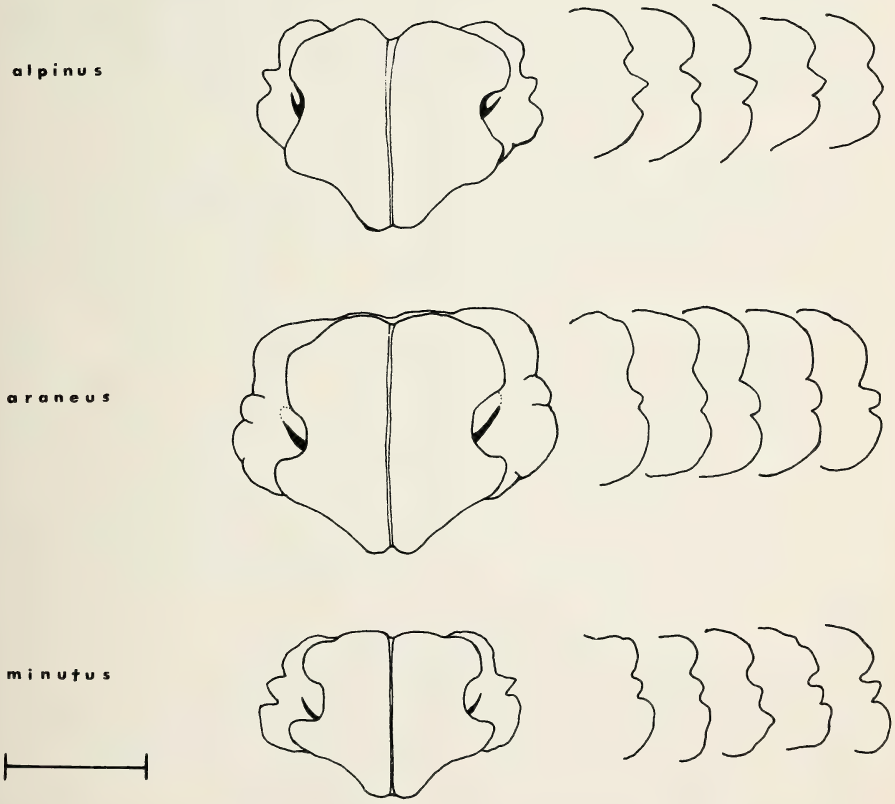


Abb. 4: Rhinarien von *Sorex alpinus*, *S. araneus* und *S. minutus* in Aufsicht. Rechts daneben sind die Außenkonturen des seitlichen Nasenblattes von je fünf weiteren Individuen gezeichnet. Maßstab = 1 mm.

kenbißverletzung, wie sie bei geschlechtsreifen Spitzmäusen häufig vorkommen.

Rüssel und Rhinarium

Auf den auffälligen „Schweinchenrüssel" der Alpenspitzmaus wurde schon hingewiesen. Die Rüsselscheibe, das Rhinarium, ist bei einem ♀ aus der Steiermark (ZFMK 78353, Bad Mitterndorf, leg. F. Krapp, 28. März 1977) ganz farblos, bei 11 anderen Alkoholstücken schwach pigmentiert. Das Rhinarium ist kleiner als das von *S. araneus*, in der Mitte ist es gefurcht und läuft nach unten spitz zu, worauf bereits Blasius (1857) hinwies. Das eigentlich Charakteristische liegt aber in der Umrandung der seitlichen Loben (Abb. 4): bei *S. alpinus* ist der mittlere Lobus klein und läuft in einer Spitze aus; bei *S. araneus* und *S. coronatus* (Hutterer 1980) ist der entsprechende Teil meist abgerundet, auch ist der untere seitliche Lobus größer und ausladender. *S. minutus* ähnelt in dieser Hinsicht etwas *S. alpinus*, doch ist das Rhinarium kleiner und die seitliche Umrandung unregelmäßiger gefurcht.

Äußeres Genitale

Die äußeren männlichen Genitalorgane der Alpenspitzmaus sind noch nicht beschrieben; Dolgov&Lukyanova (1966) lag für ihren Vergleich der pa-

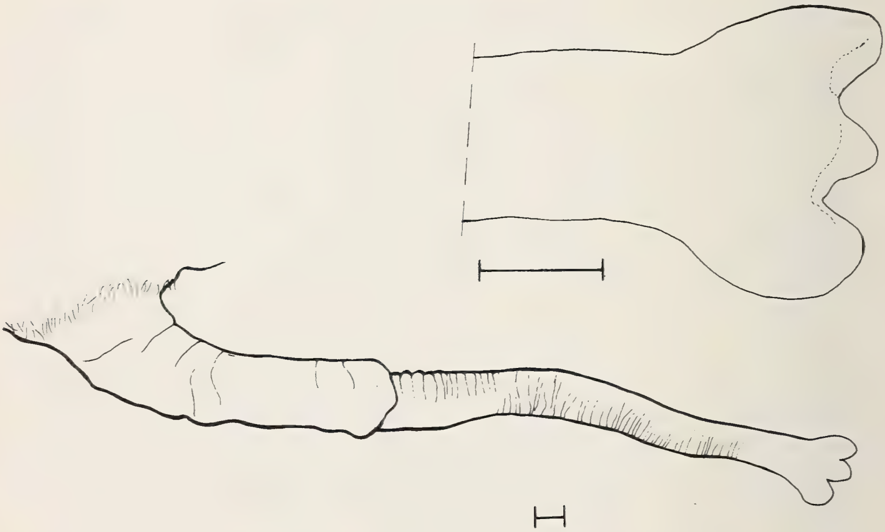


Abb. 5: Penis eines adulten Männchens von *S. alpinus* (ZFMK 811786) aus Grünau, Oberösterreich. Spitze der Glans vergrößert. Maßstab für beide Ansichten = 1 mm.

läarktischen *Sorex*-Arten kein Material von dieser Art vor. Der Penis von *S. alpinus* ist sehr lang (27 mm bei zwei adulten ♂), wobei auf die Glans 18 mm (19 mm und 17 mm) entfallen. Die Glans penis ist keulenförmig verdickt und weist drei abgerundete Spitzen auf (Abb. 5). — Bei *S. araneus* und *S. minutus* läuft die Glans penis in einer einfachen Spitze aus. Dolgov & Lukyanova (1966) geben Diagramme für 13 paläarktische *Sorex*-Arten, darunter auch *S. raddei*: diese äußerlich der *S. alpinus* ähnliche Art hat einen sehr kurzen Penis ohne strukturelle Besonderheiten. Eine auffällige Ähnlichkeit besteht dagegen mit der fernöstlichen *Sorex mirabilis* (siehe Diskussion).

Extremitäten und Bewegungsweisen

Daß die Alpenspitzmaus im Vergleich zur etwa gleich schweren Waldspitzmaus längere Hinterfüße hat, ist hinlänglich bekannt. Nicht bekannt ist, daß auch der Unterschenkel, namentlich die Tibia, überproportional verlängert ist. Abb. 6 zeigt die Beziehung zwischen der Hinterfußlänge und der Länge des Unterschenkels für *S. alpinus*, *S. araneus*, *S. minutus*, *Neomys anomalus* und *N. fodiens*; gemessen wurde an Alkoholmaterial. Die Bezie-

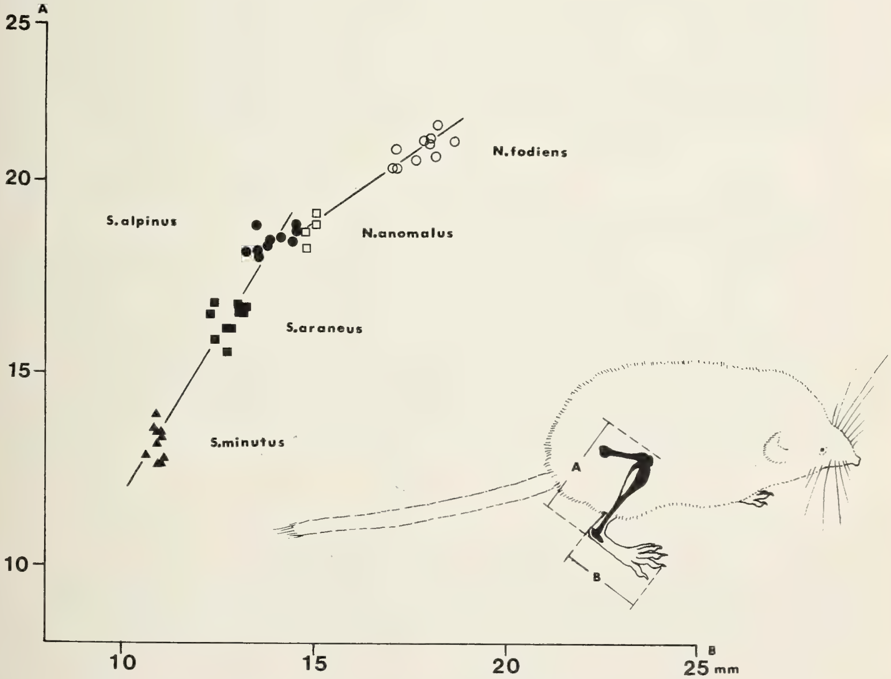


Abb. 6: Die Beziehung zwischen der Länge des Unterschenkels (A) und der Hinterfußlänge (B) bei mitteleuropäischen Landspitzmäusen (*Sorex*) und Wasserspitzmäusen (*Neomys*). Messungen an Alkoholmaterial, ein Symbol repräsentiert ein Tier. Die Regressionsgeraden wurden für beide Gattungen getrennt berechnet.

hung zwischen diesen beiden Maßen ist in beiden Gattungen deutlich linear korelliert, die Korrelationskoeffizienten betragen für die Gattung *Sorex* 0.97 (n = 30) und für *Neomys* 0.96 (n = 14). Die Steigung der Geraden ist bei *Sorex* steiler als bei *Neomys*, d. h., *Neomys* hat relativ längere Hinterfüße als *Sorex*. Überraschenderweise sind die absoluten Längenmaße von *S. alpinus* und *N. anomalus* fast gleich. *S. alpinus* hat die Beinskelettproportionen einer Wasserspitzmaus, lebt jedoch auf dem Land. Die Erklärung muß auch hier in der speziellen Lebensweise zu suchen sein.

Im Terrarium läuft die Alpenspitzmaus sehr flink, aber ohne Hast herum. Im Vergleich zur Wald- und Zwergspitzmaus sind ihre Bewegungen weniger nervös, mehr bestimmt. Bei der kleinsten Störung kann sie blitzschnell in einem Versteck verschwinden. Bei ungestörter Fortbewegung trippelt sie mit zusammengekauertem Körper voran, bei langsamer, vorsichtiger Bewegung oder schneller Flucht ist ihr Körper langgestreckt. In Gangsystemen aus Gips läuft sie rückwärts ebenso schnell wie vorwärts. Der lange Schwanz ist beim laufenden Tier S-förmig hochgestellt, beim ruhenden Tier liegt er flach auf dem Boden. Beim aufrechten Stehen stützt sich die Alpenspitzmaus auf beide Hinterfüße und den Schwanz, die zusammen ein stabiles Dreieck bilden (vgl. die zeichnerische Darstellung dieser Verhaltensweise in Mehl&Murr, o. J.). Im Gegensatz zur eher plumpen Waldspitzmaus kann die Alpenspitzmaus hervorragend klettern. Die von mir in Gefangenschaft gehaltene Alpenspitzmaus entwischte mehrfach aus einem Glasterrarium mit senkrechten, glatten Wänden; beim dritten Versuch konnte sie dabei beobachtet werden: sie sprang in einer Ecke des Terrariums senkrecht in die Höhe und stemmte sich mit schnellen, alternierenden Hinterbeinbewegungen an den gläsernen Wänden empor, mit dem Schwanz stützte sie sich unten ab. Unter allen von mir beobachteten europäischen Spitzmäusen ist das Stemmklettern bei *S. alpinus* am perfektesten ausgebildet. Der lange Schwanz wird als Stütz- und Balancierorgan verwendet, er ist aber nicht in der Lage, Ästchen zu umklammern und festzuhalten. Die starke Abscheuerung der Schwanzborsten (Abb. 3) weist ebenfalls auf seine Funktion als Stützorgan hin.

Nahrungserwerb

Die Futtersuche in einem mit Erde und Moospolstern ausgelegten Terrarium verläuft etwa folgendermaßen: die Alpenspitzmaus bleibt mit weit auseinandergespreizten Hinterfüßen sitzen und rupft oder gräbt vor sich ein kleines Loch und stochert mit dem Rüssel darin herum; das Ganze wird wiederholt, wenn die Suche keinen Erfolg hatte. Findet die Spitzmaus ein Insekt oder Wurm, so greift sie die Beute, rennt damit in ein Versteck und frißt sie. Größere Beutestücke werden mit den Vorderpfoten auf dem Boden festgehalten. Erwähnenswert ist noch, daß das gepflegte Tier am 22. September 1979 nach einem Wettersturz mit Schneefall und Temperaturen um 7° C eine deutlich erhöhte Aktivität zeigte und den ganzen Vorrat an Mehlwürmern in seinem Futternapf anbiß, verschleppte und zum Teil im Moos versteckte. Das gleiche Verhalten zeigen auch Wald- und Zwergspitzmaus (Hutterer 1976).

Die Alpenspitzmaus nahm in Gefangenschaft außer Mehlwürmern Regenwürmer, kleinere Oligochaeta, zerdrückte Gehäuseschnecken, Grillen (sehr ungeschickt) und wenig Wühlmausfleisch. Als Dauernahrung verwendete ich tiefgefrorene Meereskrebse (Fam. Nephropsidae), von denen ich kleine Stücke abschnitt und auftaute. Auch tiefgefrorene Nachtschnecken (*Arion*) wurden angenommen (den Hinweis auf diese Möglichkeit verdanke ich P. Vogel, Lausanne). Ein ins Terrarium gesetzter junger Frosch (*Rana* sp.) wurde nicht behelligt. Die Alpenspitzmaus trank sehr oft und geschickt. Dem Trinkwasser wurde wöchentlich ein Vitamin B-Präparat beigefügt (Hutterer 1977).

Bisher vorliegende Magenanalysen (Spitzenberger 1978, u. a.) weisen übereinstimmend darauf hin, daß sich die Alpenspitzmaus hauptsächlich von kleineren Objekten wie Dipteren, Regenwürmern und Spinnen ernährt. Schneider (1944) berichtet über Fraßschäden in Bienenstöcken. Die Freßgewohnheiten der Alpenspitzmaus weisen sie eher als Sammler denn als Jäger aus; im Fangen schnell beweglicher Beute ist sie sehr ungeschickt.

Kleinere Beobachtungen

Die Alpenspitzmaus putzte sich sehr häufig durch Kratzen mit dem Hinterfuß und durch Schnauzenwaschen mit den Händen. Beobachtet wurde außerdem synchrones Strecken und Gähnen und ein Rutschen auf der Analregion.

Kurz nach dem Fang der lebenden Alpenspitzmaus legte ich ihr je eine frischtote Alpenspitzmaus und Waldspitzmaus ins Terrarium. Sie verbiß sich sofort in die Alpenspitzmaus, und ich hatte Mühe, ihr den Kadaver wieder fortzunehmen. Die tote Waldspitzmaus wurde nur beschnüffelt.

Anfänglich baute sich das Tier nur ein sehr lockeres Nest aus Moos; nach dem Kälteeinbruch im September 1979 zupfte es sich ein etwas festeres Nest aus Halmen und Moos zurecht. Später benutzte es bereitwillig ein Gangsystem aus Gips, in dessen Nestkammern es gelegentlich Laub und Halme eintrug. Eine stabile Nestkugel, wie sie Wald- und Zwergspitzmaus anlegen, wurde nie angefertigt.

Stimme

Im Vergleich zu anderen europäischen Spitzmäusen ist die Alpenspitzmaus fast stumm. Beim Erkunden und Herumlaufen gibt sie kaum einen

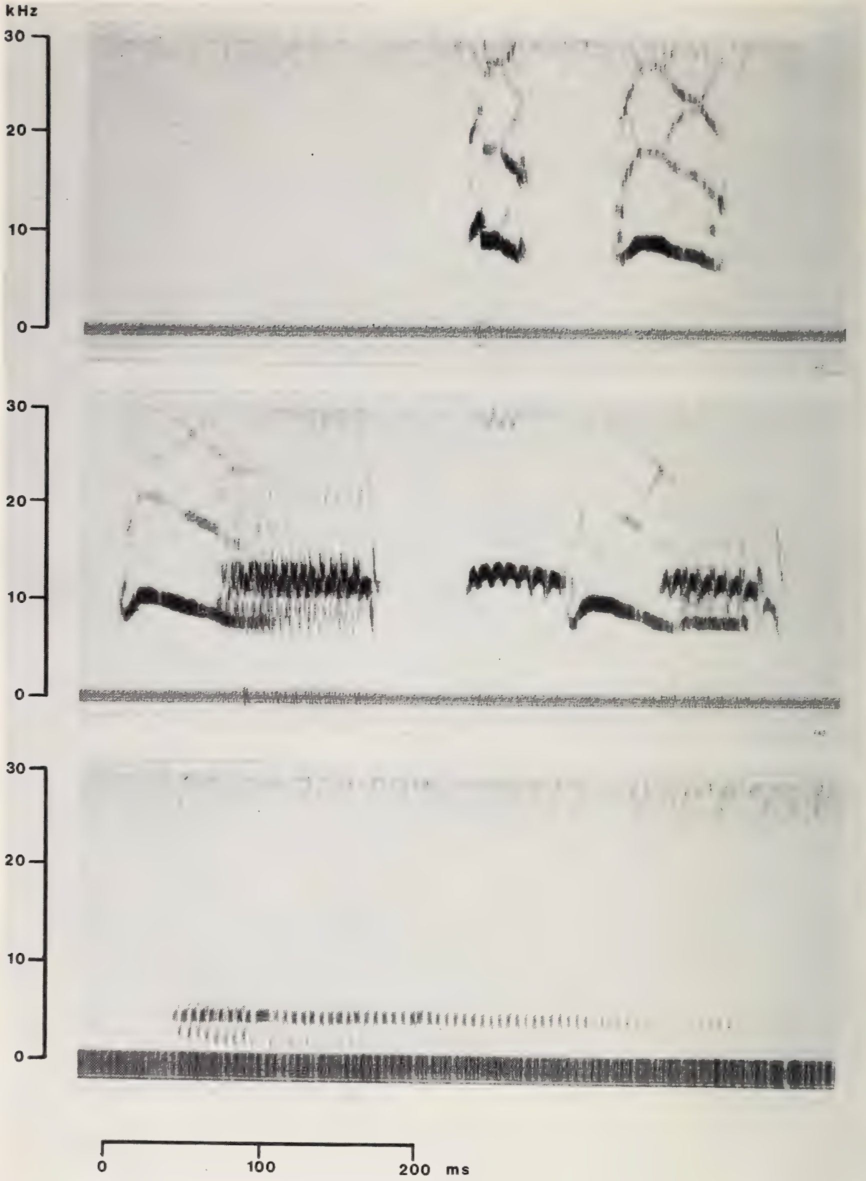


Abb. 7: Lautäußerungen einer Alpenspitzmaus aus Gargellen, Vorarlberg, bei agressivem Kontakt mit einer Waldspitzmaus. Aufnahme unmittelbar nach dem Fang am 18. September 1979. — Oben: rein tonhafte Abwehrlaute. Mitte: Mischlaute aus tonhaften und geräuschhaften Anteilen. Unten: Schnarren, Ausdruck hoher Agressivität.

Laut von sich, nur gelegentlich hörte ich ein leises Wispern. Abwehrlaute ließen sich nicht dadurch induzieren, daß ich das Tier in seiner Nestkammer störte, wie dies bei fast allen Spitzmäusen möglich ist (Hutterer & Vogel 1977, Hutterer & al. 1979). Die Aufnahme von Abwehrlauten gelang nur dadurch, daß ich eine andere Spitzmaus, in diesem Falle eine Waldspitzmaus, in das Terrarium der Alpenspitzmaus setzte. Die agressive Waldspitzmaus bedrängte die Alpenspitzmaus sehr, und diese gab in höchster Aufregung leise, gequetscht klingende Laute von sich. Bei jedem Schrei stieß sie den Kopf nach vorn. Ich hatte den Eindruck, als preßte sie ihre Schreie nur mit größter Anstrengung heraus.

Der Abwehrlaut (Abb. 7) besteht hauptsächlich aus tonalen Frequenzbändern, die zum Teil gegenläufig sind. Derart diplophone Laute sind für Spitzmäuse ungewöhnlich und bisher nur von der afrikanischen *Crocidura theresae* bekannt (Hutterer & Vogel 1977); mittlerweile kenne ich diese Laute auch von *Sorex minutus*. Bei *S. alpinus* scheinen sie zum normalen Repertoire der Art zu gehören. Die Diplophonie setzt zwei verschiedene tonerzeugende Strukturen voraus; im Detail ist die Erzeugung derartiger Laute bei den Soricidae nicht erforscht.

Außer dem Abwehrlaut hat die Alpenspitzmaus noch ein langgezogenes Schnarren (Abb. 7), das dem der Waldspitzmaus ähnlich ist.

Diskussion

Die Alpenspitzmaus lebt überwiegend in den unterhöhlten Uferböschungen kleiner Bäche, auch in Felssturzsystemen und feuchten, moosbewachsenen Geröllhalden; in tieferen Lagen ist sie an feuchte und kühle Bachtäler gebunden (nach Spitzenberger 1978 und eigenen Erfahrungen). Ihre verlängerten Hinterextremitäten, der lange Stützschwanz, das ausgeprägte Stemmklettern, aber auch ihr weniger nervöses Gesamtverhalten, Stummheit und mangelnde Geschicklichkeit im Fangen beweglicher Beute deuten allesamt darauf hin, daß *S. alpinus* die ökologische Nische eines Spaltenbewohners einnimmt. Sie lebt mehr im Verborgenen als andere Spitzmausarten, mit denen sie das Gebiet teilt. Das erklärte auch, warum *S. alpinus* so selten in Eulengewöllen enthalten ist. Die Alpenspitzmaus ist damit die am stärksten spezialisierte europäische *Sorex*-Art; viele ihrer Besonderheiten können als Anpassungen gedeutet werden, bei anderen ist bisher kein Zusammenhang mit der Lebensweise zu erkennen.

Einige der hier beschriebenen Besonderheiten der Alpenspitzmaus machen ihre subgenerische Stellung erneut diskussionswürdig. Schulze (1890) machte *S. alpinus* wohl eher zufällig zur Typusart der Untergattung *Homalurus*, ein Name steht daher zur Verfügung. Zunächst seien einige Merkmale genannt, die die Zuordnung von *S. alpinus* zur Gattung *Sorex* rechtfertigen: übereinstimmende Zahnformel, Form und Pigmentierung der Zähne, der allgemeine Bau des Schädels, die Form des Spermienköpfchens (von Lehmann & Schaefer 1974). Der Karyotyp ist im Detail noch nicht bekannt, die Zahl der Chromosomen (Meylan 1964 : 2 N = 58) jedoch sehr hoch. Die Zweispitzigkeit des zweiten Unterkieferzahnes, für europäische Verhältnisse ungewöhnlich, findet sich schwach angedeutet bei *S. raddei* (Spitzen-

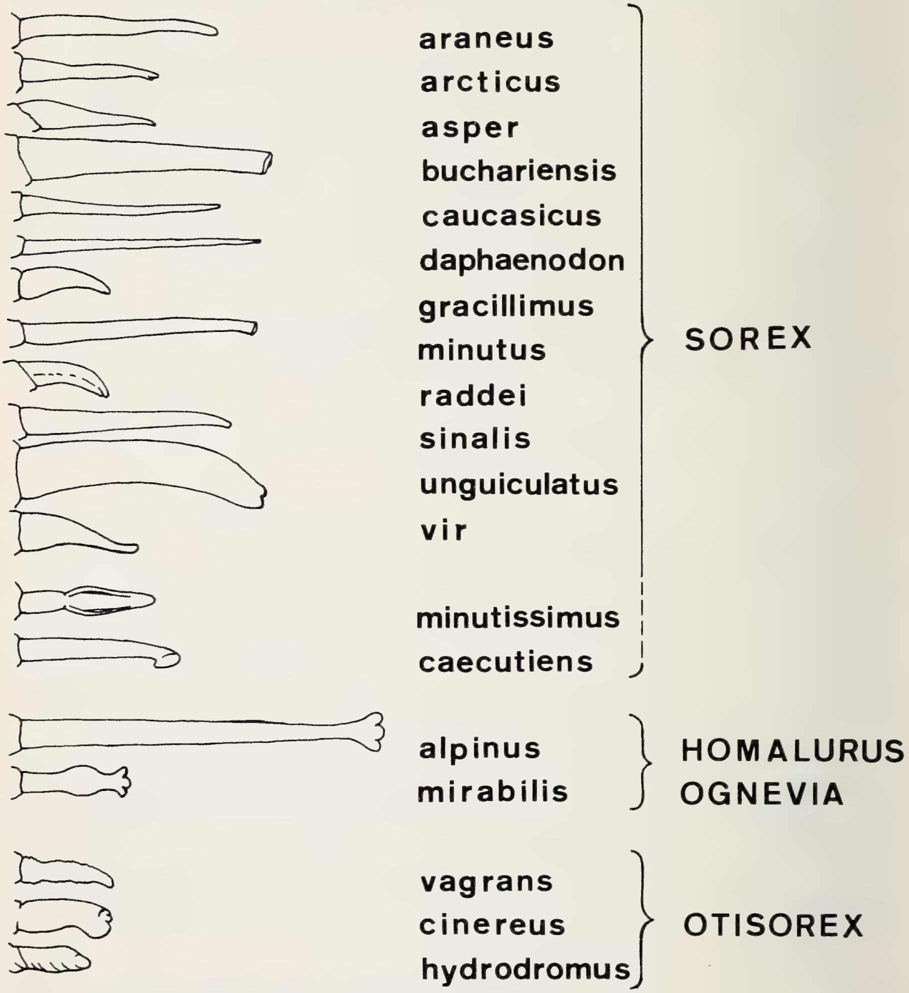

araneus
arcticus
asper
buchariensis
caucasicus
daphaenodon
gracillimus
minutus
raddei
sinalis
unguiculatus
vir
minutissimus
caecutiens
SOREX
alpinus
mirabilis
HOMALURUS
OGNEVIA
vagrans
cinereus
hydrodromus
OTISOREX

Abb. 8: Äußere Form der Glans penis bei einigen paläarktischen und nearktischen Arten der Gattung *Sorex*, nach Untergattungen geordnet. Umgezeichnet nach verschiedenen Autoren (siehe Text).

berger 1968), regelmäßiger jedoch bei einer Reihe nearktischer Arten wie *S. bendirii*, *S. cinereus*, *S. dispar*, *S. gaspensis*, *S. longirostris*, *S. personatus* (Merriam 1895, Miller 1895, Kirkland & van Deusen 1979, van Zyll de Jong 1980). Die „neomyine" Ausbildung der Gelenkfacetten am Processus condyloideus ist ungewöhnlich, findet sich aber bei zwei (sub)fossilen Arten, *S. praealpinus* und *S. alpinoides*. Dieses Merkmal hat u. a. Rzebik-Kowalska (1981) veranlaßt, *S. alpinoides* in eine neue Gattung *Neomysorex* zu stellen und die Art der Tribus Neomyini zuzuordnen; die Autorin hält *Neomysorex alpinoides* für einen Vorläufer der Gattung *Neomys*. Inwieweit diese Ansicht begründet ist, vermag ich an Hand der Beschreibung allein nicht zu beurteilen, wichtig ist aber die Tatsache, daß die Formen der *S. alpinus*-Gruppe (*alpinus*, *praealpinus*, *alpinoides*) morphologisch von den anderen (europäischen) Arten der Gattung *Sorex* abweichen.

Ungewöhnlich ist auch die Form der Glans penis bei *S. alpinus*. Unter den paläarktischen Arten der Gattung, die von Dolgov & Lukyanova (1966), Yudin (1971) und Okhotina (1969, 1977) untersucht wurden, gibt es nur eine vergleichbare Art, die allerdings auffällig mit *S. alpinus* übereinstimmt: *S. mirabilis* Ognev 1937. Okhotina (1969) bildete die Glans penis dieser Art ab. Abb. 8 faßt Abbildungen der Glans penis verschiedener *Sorex*-Arten zusammen, soweit sie bekannt sind; die Nomenklatur der Arten wurde dabei unter Berücksichtigung von Corbet (1978), Okhotina (1977) und Yudin (1969) verändert. Die Einteilung der Arten in Untergattungen folgt Hoffmann (1971) mit Ausnahme von *S. alpinus*. *S. mirabilis* wurde von Hoffmann (1971) bereits in eine eigene Gruppe gestellt. Die grobe Unterteilung der Gattung in die Subgenera *Sorex* und *Otisorex* stimmt mit der Ausbildung der Glans penis recht gut überein; eine Ausnahme bilden *S. alpinus* und *S. mirabilis*, für die provisorisch die Subgenera *Homalurus* Schulze 1890 und *Ognevia* Heptner & Dolgov 1967 herangezogen wurden. *S. mirabilis* ist eine große, langfüßige, einfarbig dunkle Spitzmaus der Laubwälder Nordkoreas und des Küstengebirges Sichote-Alin im äußersten Südosten der Sowjetunion (Stroganov 1957, Dolgov 1967, Okhotina 1969). Äußerlich (Abbildung in Stroganov 1957) ist sie der Alpenspitzmaus nicht unähnlich. Beide Arten sind sehr kleinräumig verbreitete Reliktformen.

Aussagen über die Gruppierung der ca. 60 Arten der Gattung *Sorex* sind nur möglich unter Berücksichtigung der paläarktischen und der nearktischen Formen. Leider sind die amerikanischen Arten kaum untersucht, oft fehlen die morphologischen Grundlagen völlig. Im Zusammenhang mit *S. alpinus* und *S. mirabilis* wäre es interessant, die Glans penis von *S. bendirii* und *S. palustris* zu kennen, zwei dunklen, langfüßigen Spitzmäusen Nordamerikas und Kanadas, die noch von Miller (1895) und Merriam (1895) in die Untergattungen *Atalapha* und *Neosorex* gestellt wurden. Die gegenwärtige Auffassung, in der Gattung *Sorex* nur die Subgenera *Sorex*, *Otiso-*

rex und *Microsorex* zu unterscheiden (Diersing & Hoffmeister 1977, Diersing 1980), wird meiner Meinung nach der zu beobachtenden Vielfalt nicht gerecht.

Summary

An alpine shrew (*Sorex alpinus*) was observed in captivity for one year. Ethological observations include general behaviour, feeding habits, and vocalization. — Notes are given on colour variation and albinism. From 11 specimens preserved in spirit, the external morphology of the tail, extremities, rhinarium and glans penis is described. Comparisons with other shrew species occuring in the same habitat are also made. — Some behavioural and morphological structures characterize *S. alpinus* as an inhabitant of rock and soil fissures. — The structure of the glans penis of *S. alpinus* is unique among the species of the genus *Sorex*, except for *S. mirabilis* from southern Siberia. The subgeneric position of *S. alpinus* is discussed; a tentative proposal is made to place the species in the subgenus *Homalurus*.

Literatur

Blasius, J. H. (1857): Fauna der Wirbeltiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa. Bd. 1, Säugethiere, 549 pp. — Braunschweig.

Bonaparte, C. L. Principe (1832–41): Iconografia della fauna Italica per le quattro classi degli animali vertebrati. T. I. Mammiferi e ucelli. — Roma.

Burda, H. (1980): Morphologie des äußeren Ohres der einheimischen Arten der Familie Soricidae (Insectivora). — Věst. čs. Společ. zool. 44: 1–15.

Corbet, G. B. (1963): The frequency of albinism of the tailtip in British mammals. — Proc. zool. Soc., Lond. 140: 327–330.

— (1978): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. 314 pp. — British Museum (Nat. Hist.), London & Ithaca.

Diersing, V. E. (1980): Systematics and evolution of the pygmy shrews (subgenus *Microsorex*) of North America. — J. Mammalogy 61: 76–101.

— & D. F. Hoffmeister (1977): Revision of the shrews *Sorex merriami* and a description of a new species of the subgenus *Sorex*. — J. Mammalogy 58: 321–333.

Dolgov, V. A. (1967): Distribution and number of Palaearctic shrews (Insectivora, Soricidae). — Zool. Zhurnal 46: 1701–1712.

— & I. V. Lukyanova (1966): On the structure of genitalia of Palaearctic *Sorex* sp. (Insectivora) as a systematic character. — Zool. Zhurnal 45: 1852–1861.

Ellerman, J. R., & T. C. S. Morrison-Scott (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 2nd ed., 810 pp. — Trustees British Museum (Nat. Hist.), London.

Heptner, V. G., & V. A. Dolgov (1967): O sistematicheskom polozhenii *Sorex mirabilis* Ognev, 1937 (Mammalia, Soricidae). — Zool. Zhurnal 46: 1419–1422 (nicht gesehen).

Hoffmann, R. S. (1971): Relationships of certain Holarctic shrews, genus *Sorex*. — Z. Säugetierkunde 36: 193–200.

Hutterer, R. (1976): Deskriptive und vergleichende Verhaltensstudien an der Zwergspitzmaus, *Sorex minutus* L., und der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* L.

(Soricidae-Insectivora-Mammalia). 318 pp. — Diss. Zool. Inst. Wien (unveröffentlicht).

— (1977): Haltung und Lebensdauer von Spitzmäusen der Gattung *Sorex* (Mammalia, Insectivora). — Z. angew. Zool. 64: 353–367.

— (1980): Das Rhinarium von *Nectogale elegans* und anderen Wasserspitzmäusen (Mammalia, Insectivora). — Z. Säugetierkunde 45: 126–127.

— & P. Vogel (1977): Abwehrlaute afrikanischer Spitzmäuse der Gattung *Crocidura* Wagler, 1832 und ihre systematische Bedeutung. — Bonn. zool. Beitr. 28: 218–227.

—, —, H. Frey & M. Genoud (1979): Vocalization of the shrews *Suncus etruscus* and *Crocidura russula* during normothermia and torpor. — Acta theriol. 24: 271–276.

Kahmann, H. (1952): Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna in Bayern. — 5. Ber. Naturf. Ges. Augsburg, 147–170.

Kirkland, G. L., & H. M. van Deusen (1979): The shrews of the *Sorex dispar* group: *Sorex dispar* Batchelder and *Sorex gaspensis* Anthony and Goodwin. — Am. Mus. Novit. 2675, 21 pp.

König, C. (1969): Wildlebende Säugetiere Europas. 256 pp. — Stuttgart.

Lehmann, E. von (1963): Die Säugetiere des Fürstentums Liechtenstein. — Jb. Hist. Ver. Fürstentum Liechtenstein 62: 159–362.

— & H. E. Schaefer (1973): Untersuchungen an Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus*) und Gelbhalsmäusen (*Apodemus flavicollis*) in Kalabrien und Sizilien. — Ric. Zool. appl. Caccia, Suppl. 5: 175–184.

— & — (1974): Über die Morphologie und den taxonomischen Wert von Kleinsäugerspermien. — Bonn. zool. Beitr. 25: 23–27.

Mehl, S., & F. Murr (o. J.): Kleine Säugetiere der Heimat in natürlicher Größe. I. Lief., 35 pp. + 15 Taf. — München (ca. 1960).

Merriam, C. H. (1895): Synopsis of the American shrews of the genus *Sorex*. — North American Fauna 10: 57–98, plts. 7–12.

Meylan, A. (1964): Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mamm.-Insectivora). — Rev. suisse Zool. 71: 903–983.

Miller, G. S. (1895): The long-tailed shrews of the eastern United States. — North American Fauna 10: 35–56, plts. 4–6.

— (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe (Europe exclusice of Russia) in the collection of the British Museum. 1019 pp. — Trustees of the British Museum, London.

Niethammer, J. (1960): Über die Säugetiere der Niederen Tauern. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 36: 408–443.

Okhotina, M. V. (1969): Some data on ecology of *Sorex (Ognevia) mirabilis* Ognev, 1937. — Acta theriol. 14: 273–284.

— (1977): Palaearctic shrews of the subgenus *Otisorex*: biotopic preference, population number, taxonomic revision and distribution history. — Acta theriol. 22: 191–206.

Pelikán, J., J. Gaisler & P. Rödl (1979): Nasi savci. 163 pp. — Čs. Acad. ved., Praha.

Rahm, U. (1976): Die Säugetiere der Schweiz. — Veröff. Naturhist. Mus. Basel 9, 87 pp.

Rzebik-Kowalska, B. (1981): The Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland IV. Soricidae: *Neomysorex* n. gen. and *Episoriculus* Ellerman et Morrison-Scott 1951. — Acta zool. cracov. 25: 227–250.

Schneider, G. (1944): Die Alpenspitzmaus (*Sorex alpinus alpinus* Schinz), ein gefährlicher Räuber in Bienenstöcken. — Schweizer Bienenzeitung, Aarau, 67(5): 246–247.

Schulze, E. (1890): Faunae Hercynicae. Mammalia. — Schr. Naturwiss. Ver. Harzes Werningerode 5: 21–36.

Spitzenberger, F. (1968): Zur Verbreitung und Systematik türkischer Soricinae (Insectivora, Mamm.). — Ann. naturhist. Mus. Wien 72: 273–289.

— (1978): Die Alpenspitzmaus (*Sorex alpinus* Schinz) — Mammalia austriaca 1 (Mamm., Insectivora, Soricidae). — Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum 7: 145–162.

Stroganov, S. U. (1957): Zveri Sibiri: Nasekomoyadnie. 267 pp. — Siberian branch, Acad. Sci. USSR, Moscow.

Yudin, B. S. (1969): Taxonomy of some species of shrews (Soricidae) from Palaearctic and Nearctic. — Acta theriol. 14: 21–34.

— (1971): Insectivorous mammals of Siberia (key). 171 pp. — Siberian branch, Acad. Sci. USSR, Nowosibirsk.

Zyll de Jong, C. G. van (1980): Systematic relationships of woodland and prairie forms of the common shrew, *Sorex cinereus cinereus* Kerr and *S. c. haydeni* Baird in the Canadian prairie provinces. — J. Mammalogy 61: 66–75.

Anschrift des Verfassers: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 1

Zur Fellfarbe und -zeichnung einiger Feliden (Mammalia, Carnivora) *)

von

GUSTAV PETERS

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Die Feliden weisen hinsichtlich Fellfarbe und -zeichnung von allen Familien der landbewohnenden Carnivora (Fissipedia) die größte Vielfalt auf (Ewer 1973). Weigel (1961) widmete diesem Merkmalskomplex eine eingehende Untersuchung und entwickelte allgemeine Vorstellungen zur stammesgeschichtlichen Ableitung der verschiedenen Zeichnungsmuster der Feliden. Eine Reihe von Autoren hat sich mit Einzelfragen in diesem Zusammenhang befaßt, so der Phylogenese der Streifenzeichnung des Tigers (u. a. Leyhausen 1950, Hemmer 1966), der Deutung der Fellzeichnung junger Löwen (Pocock 1907 b, Schneider 1953, Hemmer 1966) oder der juveniler Pumas (Pocock 1907 b, Blonk 1965 a, Mohr 1967).

Der bei einigen Feliden auftretende Polymorphismus in Fellfarbe und/oder -zeichnung ist eine Ursache dafür, daß bis heute die subspezifische Zuordnung einzelner Formen umstritten ist, in einem Fall sogar deren Artzugehörigkeit. Bei nur einigen der betreffenden Arten ist die genaue geographische Verbreitung der verschiedenen Farbphasen und/oder Zeichnungstypen sowie deren relative Häufigkeit in den einzelnen Teilen des Verbreitungsgebiets der Art bekannt. Die genetischen Grundlagen des Farb- und/oder Zeichnungspolymorphismus sind bei allen diesen Arten ungeklärt.

Neben den rein taxonomischen Problemen, die hier noch bestehen, sind Fragen der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Felidae berührt, soweit sie dieser Merkmalskomplex widerspiegelt. Als phylogenetisch ursprüngliche Fellzeichnung der katzenartigen Raubtiere sieht Weigel (1961) eine Solidfleckung aus relativ kleinen, dunklen Flecken an, aus der aufgrund unterschiedlicher, sich teilweise überlagernder und gegenseitig verstärkender Entwicklungstendenzen — so u. a. das Zusammenfließen von Einzelflecken zu größeren Zeichnungselementen oder deren Zerfall und Verblassen — alle bei den rezenten Feliden auftretenden Fellzeichnungsmuster ebenso wie die unterschiedlichen Stadien der Reduktion der Zeich-

---

*) Herrn Prof. Dr. E. von Lehmann aus Anlaß seines 70. Geburtstages mit allen guten Wünschen gewidmet.

nung bis zum völligen Verlust der Fleckung bei einigen Arten abzuleiten sind.

In diesem Beitrag möchte ich am Beispiel einiger ausgewählter Arten in diesem Merkmalskomplex noch bestehende Probleme aufzeigen, einige neue Gesichtspunkte dazu mitteilen sowie eine Hypothese zum stammesgeschichtlichen Verlauf des Verlustes der Fellzeichnung bei Feliden näher erläutern.

Polymorphismus in Fellzeichnung und/oder -färbung

Ein bekanntes Beispiel unterschiedlicher Farbphasen bei einer Art ist der neuweltliche Jaguarundi [*Herpailurus yagouaroundi* (Geoffroy, 1803)], von dem neben der als Eyra bezeichneten fuchsroten Phase — ursprünglich als eigene Art *Felis eyra* Fischer, 1814 beschrieben — Tiere mit schwarzbraunem über dunkelrot-braunes bis zu silbergrau-braunem Fell vorkommen, die man alle einheitlich Jaguarundi nennt. Nach Weigel (1961) variiert die Fellfarbe in diesem weiten Spektrum bei allen von ihr aufgeführten 8 Unterarten des Jaguarundi (hier und im anschließenden Text wieder als Bezeichnung für die Art, unabhängig von der Farbphase, verwendet), die verschiedenen Phasen treten also im gesamten Verbreitungsgebiet der Art auf und stellen somit keine — auch nur subspezifisch — getrennten Formen dar. Dem entgegen stehen jedoch Feststellungen, wonach beispielsweise in Costa Rica von der dort vorkommenden Unterart *Herpailurus yagouaroundi panamensis* (Allen, 1904) nur Tiere der graubraunen Farbphase bekannt sind (Goodwin 1946).

Es gibt bisher keine verläßlichen Angaben über die relative Häufigkeit der verschiedenen Farbphasen in den einzelnen Populationen innerhalb des Verbreitungsgebiets des Jaguarundi, ebenso fehlen gesicherte Erkenntnisse über die genetischen Grundlagen des Farbpolymorphismus bei dieser Art. Nach Weigel (1961) sind die verschiedenen Fellfarben durch unterschiedliche Bänderung der Einzelhaare bedingt.

Groß und klein gefleckte Individuen des Serval [*Felis (Leptailurus) serval* Schreber, 1776] werden heute generell als Angehörige derselben Art angesehen (Smithers 1975), ursprünglich wurde jedoch die klein gefleckte Form als eigene Art *Felis brachyura* Wagner,1841 abgetrennt. Diese Auffassung vertrat auch Pocock (1907 a) noch, korrigierte sie aber später selbst dahin gehend, daß es sich um Tiere derselben Art handele, von der jedoch Individuen in diesen beiden hinsichtlich der Fleckengröße deutlich zu trennenden Morphen vorkämen (Pocock 1917). Anhand größerer Serien von Serval-Fellen gelangte dann Pitman (1934, zitiert nach Rosevear 1974) zu der Überzeugung, daß bei dieser Art alle Übergangsstadien zwischen großer und kleiner Fellfleckung existieren, es sich also keineswegs um zwei in diesem Merkmal deutlich zu trennende Morphen des Serval handelt. Weigel (1961) vertritt die gleiche Auffassung und bildet eine entsprechende Fellserie ab (diese findet sich auch bei Kingdon 1977), gruppiert die Unterarten des Serval aber trotzdem weiterhin nach der Fleckengröße, während beispielsweise Rosevear (1974), Smithers (1975) und auch Kingdon (1977) hierin kein taxonomisch zu verwertendes Merkmal sehen.

Bemerkenswert bleibt allerdings, daß nach Smithers (1975) kleingefleckte Servale in Westafrika relativ am häufigsten sind, während aus dem südlichen Afrika bisher jeglicher Nachweis für derartig gezeichnete Tiere fehlt. Die kleingefleckte Form (sog. Servalina oder Serval-Katze) erreicht ihre südliche Verbreitungsgrenze in Zambia (Smithers 1975).

Während die Auffassung, daß es sich bei den Unterschieden in der Fleckengröße um ein taxonomisch nicht zu verwertendes Merkmal handelt, heute vorherrscht, bestehen weiterhin erhebliche Meinungsunterschiede, in wie weit alle möglichen Übergänge zwischen großer und kleiner Fleckung vorkommen. So zweifelt neuerdings Ansell (1978) diesen Tatbestand wieder an, denn nach seiner Überzeugung läßt sich die überwiegende Mehrzahl der von ihm untersuchten Serval-Felle ganz eindeutig dem groß oder dem klein gefleckten Zeichnungstyp zuordnen. Er bezieht diese Aussage ausdrücklich auch auf die von ihm nochmals überprüfte Serie von Pitman (1934), aufgrund derer dieser zu der gegenteiligen Auffassung gelangte, die dann wiederum von Ellerman et al. (1953) und auch Rosevear (1974) übernommen wurde. Da die genetischen Grundlagen des Merkmals der Fleckengröße bisher ebenfalls unbekannt sind, ist diese Frage vorerst als nicht befriedigend geklärt anzusehen.

Die afrikanische Goldkatze [*Profelis aurata* (Temminck, 1827)] ist eine weitere Felidenart aus Afrika, bei der ursprünglich die rote Farbphase als *Felis aurata* Temminck, 1827 und die mit grauem Fell als *Felis celidogaster* Temminck, 1827 beschrieben wurden. Hinzu kommt, daß bei beiden Farbphasen die Fellfleckung in erheblichem Umfang variiert und neben sehr deutlich und relativ groß gefleckten Tieren nahezu ungezeichnete Individuen vorkommen, was die taxonomische Diskussion bis heute in Bewegung gehalten hat (Rosevear 1974).

In einer umfangreichen Veröffentlichung befaßten sich van Mensch & van Bree (1969) eingehend mit diesem Fragenkreis. Anhand der ihnen vorliegenden 186 Felle gelangten sie zu der Überzeugung, daß es vorerst weiterhin sinnvoll erscheint, zwischen der östlich des Kongo bis nach Kenia verbreiteten Unterart *Profelis aurata aurata* (Temminck, 1827) mit nur geringer oder nahezu völlig reduzierter Körperfleckung und der westlichen von Gambia bis Gabun verbreiteten Unterart *Profelis aurata celidogaster* (Temminck, 1827) mit deutlicher Fellzeichnung zu trennen. Van Mensch & van Bree (1969) stellten zwar fest, daß Tiere aus einer Zone zwischen dem River Cross in Nigeria im Westen und dem Lauf des Kongo im

Osten hinsichtlich ihrer Fellzeichnung eine gewisse Zwischenstellung einnehmen, sahen ihre grundsätzliche Auffassung von der berechtigten Trennung zwischen den beiden genannten Unterarten dadurch aber nicht in Frage gestellt. Beide Subspecies unterscheiden sich nicht in der Fellfarbe, Tiere der rötlich-braunen und der grauen Farbphase kommen im gesamten Verbreitungsgebiet der Art vor; in diesem Merkmal konnten van Mensch & van Bree (1969) keine geographischen Unterschiede feststellen. Von den 186 Fellen, die ihnen vorlagen, zählten 50 % zur roten bis rotbraunen Phase, 46,2 % zur grauen und 3,8 % waren melanistisch. Obgleich die beiden Autoren in größeren Serien aus zusammenhängenden Teilarealen des Verbreitungsgebiets der Art davon deutlich abweichende relative Anteile der beiden Farbphasen fanden, schlossen sie daraus nicht, daß eine derartige Verteilung natürliche Unterschiede in der regionalen Häufigkeit der beiden Farbphasen widerspiegelt. Dazu läßt sich andererseits die auch von ihnen erwähnte Veröffentlichung von Pitman (1949, zit. nach van Mensch & van Bree 1969) anführen, wonach in Uganda Individuen der afrikanischen Goldkatze mit grauer Fellfarbe häufiger sind als solche mit rotbrauner.

Im Gegensatz zu den Ausführungen von van Mensch & van Bree (1969) vertritt Weigel (1961) die Auffassung, daß auch hinsichtlich der Fellzeichnung keine klare Trennung zwischen den beiden Unterarten von *Profelis aurata* festzustellen ist, die Reduktion der Fleckung vielmehr allmählich vom westlichen zum östlichen Teil des Verbreitungsgebiets der Art fortschreitet. Sie erhält dennoch die beiden Unterarten *Profelis aurata aurata* als westliche Form und *Profelis aurata cottoni* (Lydekker, 1906) im östlichen Teil des Verbreitungsgebietes in Anlehnung an Allen (1939) aufrecht, ohne dies allerdings näher zu begründen. (Im Gegensatz zu den vorher zitierten Autoren ist hier die westliche Unterart als *Profelis aurata aurata* bezeichnet und die östliche als *P. a. cottoni*, die damit berührten nomenklatorischen Fragen seien an dieser Stelle jedoch nicht näher diskutiert.)

Van Mensch & van Bree (1969) weisen Weigels Feststellung hinsichtlich der allmählichen Fleckenreduktion von West nach Ost zwar nicht völlig zurück, betonen aber, daß ihres Erachtens sichere Nachweise für das Vorkommen der afrikanischen Goldkatze von der Elfenbeinküste, aus Togo, Benin (Dahomey) sowie dem südwestlichen Nigeria fehlen. Aufgrund dieser Lücke im Verbreitungsgebiet der Art sei also auch keine Aussage über eine fortschreitende Fleckenreduktion von Westen nach Osten möglich. Diese Auffassung erscheint um so bemerkenswerter, als die beiden Autoren zumindest für Togo eine genaue Ortsangabe für das Vorkommen der Art anführen (Matschie 1893, zit. nach van Mensch & van Bree 1969) — und diese auch in die von ihnen abgebildete Verbreitungskarte eingezeichnet ist — sowie Weigels (1961) Verbreitungsangabe „Togo" ohne Kommentar ignorieren. Da zudem auch Blonk (1965 b) die Herkunft einer längere Zeit von ihm gehaltenen weiblichen afrikanischen Goldkatze der rotbraunen Farbphase mit deutlicher Fellzeichnung als aus der Nähe von Guiglo an der Elfenbeinküste angibt, dürfte die von van Mensch & van Bree vermutete Lücke in der Verbreitung dieser Art, wie sie mit den entsprechenden Angaben auch Smithers (1975) aufführt, nicht existieren — zumindest nicht in dieser Form.

In diesem Zusammenhang ist auch eine Veröffentlichung von Tonkin & Kohler (1978), in der sie über die Zucht von *Profelis aurata* in Gefangenschaft berichten, in mehrfacher Hinsicht von Interesse. Das Zuchtpaar war als Jungtiere im Alter von ungefähr einer Woche einem in der Gegend von Sokodé in Togo lebenden deutschen Ehepaar zum Kauf angeboten worden, nachdem das Muttertier bei einer Brandrodung getötet worden war (B. & P. Leyhausen, pers. Mitt.). Aufgrund des geringen Alters der Tiere beim Verkauf ist wohl mit einiger Sicherheit anzunehmen, daß sie in relativ geringer Entfernung von Sokodé gefunden wurden. Damit erscheint ein weiterer Nachweis für das Vorkommen dieser Art in Togo erbracht. Auf Einzelheiten der Fellzeichnung und -farbe der beiden Tiere und ihrer Nachzucht gehen Tonkin & Kohler (1978) ein.

Eine Felidenform, deren subspezifische Zuordnung sowie für einige Autoren sogar Artzugehörigkeit bis heute umstritten ist, ist die ursprünglich als *Felis tristis* Milne-Edwards, 1872 aus China nach einem in Peking erstandenen Fell nicht genau bestimmbarer Herkunft beschriebene Katze mittlerer Körpergröße mit einem deutlich gezeichneten Fell. Im Gegensatz zu der dieser Form in der Größe entsprechenden asiatischen Goldkatze *Profelis temmincki* (Vigors & Horsfield, 1827), die zum Zeitpunkt der Beschreibung von *Felis tristis* aus China noch nicht bekannt war und ein ungeflecktes Fell von rotbrauner bis rotgrauer Farbe hat, ist diese Katze silber- bis aschgrau mit einem ockerfarbenen bis rotbraunen Anflug (teilweise auf bestimmte Körperregionen bechränkt) gefärbt und besitzt eine auffällige Fleckenzeichnung. Diese ordnen verschiedene Autoren (u. a. Allen 1938) als der in China mit der Unterart *Prionailurus bengalensis chinensis* (Gray, 1837) verbreiteten Bengalkatze sehr ähnlich ein. Bei *Felis tristis* besteht eine starke Tendenz zum Verschmelzen von Einzelflecken und damit der Ausbildung von Längsketten, ein Merkmal, das sich weniger bei Bengalkatzen findet, vielmehr wesentlich häufiger und ausgeprägter beim neuweltlichen Ozelot [*Leopardus pardalis* (Linné, 1758)] (s. Abb. 1 b), worauf schon Pocock (1932) hinwies. Im Gegensatz zur Fellzeichnung von Bengalkatzen weist *Felis tristis* keinen weißen Fleck auf der Rückseite des Ohres auf — diese ist vielmehr nur leicht durch hellere Einzelhaare angegraut —, und die Unterseite des Schwanzendes ist rein weiß, beides Merkmale, die diese Katze mit *Profelis temmincki* gemeinsam hat. Diese und weitere Merkmalsübereinstimmungen veranlaßten erstmals Pocock (1932), *Felis tristis* als Unterart *Profelis temmincki tristis* (Milne-Edwards, 1872) der asiatischen Goldkatze zuzuordnen. Als Verbreitungsgebiet dieser Subspecies gab er aufgrund des ihm vorliegenden Fellmaterials Tibet, die chinesische Provinz Szetschuan (Si-chuan) sowie das nördliche Birma an, wobei aber die Herkunftsangaben einiger von Eingeborenen erworbenen Felle als nicht gesichert anzusehen sind. So folgen Ellerman & Morrison-Scott (1951) zwar dieser Auffassung und stellen diese Form als Unterart zu *Felis (Profelis) temmincki* Vigors & Horsfield, 1827, versehen jedoch die Verbreitungsangabe „nördliches Birma" mit einem Fragezeichen.

Allen (1938) sieht diese Form ebenfalls als Unterart der asiatischen Goldkatze an, faßt aber alle in China vorkommenden Tiere dieser Art als zur Subspecies *Felis (Profelis) temmincki tristis* gehörig auf, während in den beiden vorgenannten Veröffentlichungen die für das südliche China beschriebene Unterart *Profelis temmincki dominicanorum* (Sclater, 1898) als eigenständige Form und nicht als Synonym von *Profelis temmincki tristis* angesehen wird.

Im Gegensatz hierzu stellte Weigel (1961) *Felis tristis* (sic, ohne nähere Diskussion nomenklatorischer Fragen) zu *Prionailurus bengalensis* (Kerr, 1792), machte allerdings keine Aussage, welcher taxonomische Status dieser Form zuzubilligen ist. Leyhausen (1979) führt sie neuerdings sogar als eigene Art *Profelis tristis* (Milne-Edwards, 1872) auf. Als Verbreitungsgebiet von *Felis tristis* nennt Weigel (1961) Tibet und die chinesische Provinz Szetschuan, das von *Profelis temmincki dominicanorum* gibt sie mit Südost-Tibet und den chinesischen Provinzen Szetschuan und Fukien (Fu-jian) an. Sie geht also davon aus, daß diese Katze in Teilen ihres Verbreitungsgebiets sympatrisch mit der asiatischen Goldkatze vorkommt.

Anhand des bisher bekannten Materials ist keine gesicherte Aussage über die genaue geographische Verbreitung der ursprünglich als *Felis tristis* beschriebenen Katze möglich, da die Mehrzahl der in den Museen vorhandenen Felle in schon bearbeitetem Zustand ohne verläßliche Herkunftsangaben erworben wurde. Tiere mit entsprechender Fellzeichnung und -farbe kommen offensichtlich neben Goldkatzen rotbrauner Färbung und ohne Zeichnung im gleichen Gebiet vor, wie die von Allen (1938) beschriebenen Stücke aus Fukien belegen. Aufgrund dieser Fellserie vermutete er, daß die *tristis*-Form neben den rotbraunen und ungezeichneten Goldkatzen in einem Verhältnis von 1:4 vorkommt, was auf einen einfachen mendelnden Erbgang hindeuten könnte, bei dem das Allel für ein „*tristis*"-Fell gegenüber dem für rötlich-braunes und ungeflecktes Fell rezessiv ist.

Die einzige bisher bekanntgewordene Verpaarung eines Katers der *tristis*-Form mit einem rotbraunen und ungefleckten ♀ der asiatischen Goldkatze im Zoo Peking (beide Elterntiere aus dem chinesischen Verbreitungsgebiet der Art?) erbrachte einen Wurf ungefleckter Jungtiere mit dem Muttertier entsprechender Fellfarbe (Blonk 1963). Soweit aus diesem Tatbestand überhaupt Schlußfolgerungen möglich sind, könnte die von Allen (1938) vermutete genetische Grundlage dieses Merkmalskomplexes damit zutreffen.

Wie Hemmer (1978) betont, gibt es keine schwerwiegenden Argumente für eine Zuordnung von *Felis tristis* zu *Prionailurus bengalensis*. Gleichwohl ist der taxonomische Status dieser Form innerhalb der Art *Profelis temmincki* sowie die subspezifische Zuordnung der asiatischen Goldkatzen Chinas und Tibets weiterhin als unbefriedigend geklärt anzusehen.

Ontogenese der Fellzeichnung

Die Mehrzahl der rezenten Felidenarten ist mehr oder weniger groß und deutlich gefleckt oder besitzt Zeichnungsmuster, die sich direkt aus einer Fleckenzeichnung herleiten lassen; daneben gibt es einige Arten mit weitgehend oder völlig reduzierter Fellzeichnung und einfarbigem Fell. Alle Arten, die als adulte Tiere gefleckt sind, werden gefleckt geboren; generell verändert sich diese Zeichnung im Verlauf der Ontogenese. Einige Arten, die als erwachsene Tiere keine Fellzeichnung aufweisen, kommen dagegen gefleckt zur Welt (Löwe, Puma), und die Fellzeichnung verliert sich erst allmählich während des Heranwachsens. Wenn man einmal von einigen Flekken in der Grundfarbe des Fells auf der helleren Innenseite der Beine und am Bauch absieht, die bei praktisch allen Felidenarten vorhanden sind, gibt es auch einige im adulten Stadium ungefleckte und einfarbige Arten, deren Jungtiere schon ebenso geboren werden. Hierzu zählen z. B. der Jaguarundi, die asiatische Goldkatze (mit Ausnahme wohl der *tristis*-Form, von der allerdings bisher keine Jungtiere bekannt sind) sowie der Karakal [*Caracal caracal* (Schreber, 1776)].

Die wiederholt veröffentlichte Feststellung, Jaguarundis kämen gefleckt zur Welt (Blonk 1963, Petzsch 1968, Guggisberg 1975), ist nicht ausreichend belegt. In mehreren Würfen eines Jaguarundi-Paares im Zoo Krefeld (beide Elterntiere unbekannter Herkunft haben eine grau-braune Fellfarbe) waren vielmehr alle Jungtiere von Geburt an ungefleckt und entsprachen auch in ihrer Fellfarbe schon weitgehend den adulten Tieren. Diese war nur anfänglich dunkler mit einem überwiegenden Braunton, der sich dann beim Heranwachsen fortschreitend grau aufhellte (B. & C. Schneidermann, pers. Mitt.). Deutlich gefleckte juvenile Jaguarundis sind m. W. bisher an keiner Stelle beschrieben worden.

Pocock (1917) führte als Beweis, daß es sich bei der groß gefleckten *Felis (Leptailurus) serval* und der klein gefleckten *Felis brachyura* um Angehörige derselben Art handelt, eine Mitteilung über zwei von G. Aylmer der Zoological Society of London vorgelegte Felle an (Proc. zool. Soc. Lond. 1915:

154). Aylmer hatte zwei Serval-Jungtiere, eines der groß und eines der klein gefleckten Form, zusammen von einem Eingeborenen in Sierra Leone erworben, so daß er davon ausging, sie entstammten demselben Wurf. Dies ist bisher die einzige (und wohl auch recht unsichere) Angabe, daß junge Servale beider Zeichnungstypen in einem Wurf auftreten können. Es ist keine Veröffentlichung bekannt, daß je in einem Wurf der in zoologischen Gärten überwiegend gehaltenen und auch recht häufig gezüchteten groß gefleckten Servalform auch klein gefleckte Jungtiere geboren worden sind. Nachzuchten von klein gefleckten Elterntieren oder solche mit je einem Elterntier der beiden Zeichnungstypen sind mir nicht bekannt, ebenso entsprechende Freilandbeobachtungen.

Tonkin & Kohler (1978) veröffentlichten einige Einzelheiten zur Ontogenese der Fellfärbung und -zeichnung bei der afrikanischen Goldkatze, für die auf diese Arbeit verwiesen sei. Bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist die Tatsache, daß in einem Wurf von zwei Jungtieren eines eine rotbraune und das andere eine graue Fellfarbe besaß, während beide Elterntiere ein rotbraunes Fell haben. Die in einem weiteren Wurf geborenen beiden Jungtiere zeigen wiederum ein rotbraunes Fell. Tonkin & Kohler (1978) beobachteten eine gewisse altersbedingte Veränderung der Fellfarbe bei einem schon adulten ♂, dessen Fell mit fortschreitendem Alter einen zunehmenden grauen Anflug zeigte. Gravierende ontogenetische Veränderungen, wie Pocock (1907 a) sie schilderte, beobachteten die beiden Autorinnen nicht; jene dürften wohl auch nicht die Regel sein.

Abweichend von allen anderen adult gefleckten Felidenarten sind junge Geparden weniger deutlich gezeichnet als erwachsene. Die Jungtiere besitzen zwar eine ausgeprägte schwarze Solidfleckung, diese Zeichnung ist jedoch während der ersten Lebenswochen besonders am Hals, den Flanken und auf dem Rücken durch silbergraue, lange, flauschige Haare weitgehend verdeckt. Die Angabe von Guggisberg (1975), wonach diese flauschige Behaarung bis auf eine verbleibende Rückenmähne im Alter von ungefähr 3 Monaten verlorengeht, dürfte nicht zutreffen. Bei Adamson (1969) finden sich Photos 12-tägiger Geparden, die schon deutlich die gefleckten Flanken und die längere, flauschige Behaarung nur auf Kopf, Hals und Rücken erkennen lassen. Im Alter von ungefähr 4 Monaten ist diese Behaarung praktisch nur noch auf den Hals beschränkt.

Bei jungen Geparden entsteht aufgrund dieser hellen Haare und der dichten schwarzen Fleckung der Flanken und Beine der Eindruck einer hell gefärbten Körperoberseite und einer dunklen Flanken- und Bauchregion mit dunklen Beinen. Da eine derartige Körperfärbung bei Säugetieren ungewöhnlich ist und auch bei keiner anderen Felidenart vorkommt, hat man versucht, den stammesgeschichtlichen Anpassungswert dieser Fellfärbung junger Geparden als Mimikry des sehr wehrhaften Honigdachses [*Melli-*

vora capensis (Schreber, 1776)] zu deuten. Zwar sind junge Geparden relativ stark durch Freßfeinde wie Löwen, Leoparden oder auch Tüpfelhyänen gefährdet, eine gesicherte Bestätigung für eine solche Wirkung ihrer Körperzeichnung gegenüber diesen Freßfeinden gibt es aber m. W. bisher nicht.

Zum stammesgeschichtlichen Ablauf des Verlusts der Fellzeichnung

Wenn man davon ausgeht, daß eine Fleckung des Fells als phylogenetisch ursprüngliches Merkmal der Feliden anzusehen ist (Weigel 1961), so ergibt sich die Frage, auf welche Weise es im Verlauf der Stammesgeschichte zum völligen Verlust der Fellzeichnung gekommen ist, wie ihn einige rezente Arten zeigen. Weigel (1961) nennt als Entwicklungstendenzen, die hierzu geführt haben können, das Verblassen und den Zerfall von Solidflecken, Rosetten- oder Streifenzeichnungen; ungezeichnete Arten könnten sich also von Stammformen mit all diesen Zeichnungsmustern herleiten.

Sie läßt dabei eine weitere Möglichkeit des Verlusts der Fellzeichnung im Verlauf der Evolution der Felidae unerwähnt, die Pocock (1932) kurz andeutete und die ich hier eingehender erläutern möchte. Die in Abbildung 1 gezeigten Fellzeichnungen sollen diese Entwicklung verdeutlichen.

Ausgangspunkt einer solchen Entwicklung stellen größere Musterflächen dar, wie sie bei den rezenten Feliden am bekanntesten in Form der sogenannten Marmorflecken von Marmorkatze [*Pardofelis marmorata* (Martin, 1836)] und Nebelparder [*Neofelis nebulosa* (Griffith, 1821)] sind, aber auch bisweilen als Längsketten aus mehreren verschmolzenen Einzelflekken (s. Abb. 1 b) oder als Fellzeichnung aus in anderer Form zusammengeflossenen Flecken (s. Abb. 1 c) beispielsweise beim Ozelot auftreten. Wenn derartige größere Musterflächen weiter verschmelzen und so noch großflächigere zusammenhängende Zeichnungselemente bilden, verbleiben dazwischen in einem fortgeschrittenen Stadium nur noch relativ kleine, ungezeichnete Restflächen in der Grundfarbe des Fells, die meist deutlich dunkel umrandet sind. Innerhalb derartiger größerer Musterflächen können noch einzelne dunkle Solidflecken in unregelmäßiger Anordnung vorhanden sein, aber auch diese zeigen eine fortschreitende Tendenz zum Zerfall in sehr feine Tupfen. Diese sind dann nur noch aus der Nähe zu erkennen, ergeben aber bei der Betrachtung aus einiger Distanz den Eindruck eines einfarbigen Fells, so zum Beispiel bei der asiatischen Goldkatze. Deutlich läßt sich eine derartige Entwicklung der Fellzeichnung von Marmorkatzen zeigen (s. Abb. 1 d–f), aber auch der Ausschnitt aus der Fellzeichnung eines Ozelots in Abb. 1 c läßt sie gut erkennen.

Entwicklungsgeschichtlich erscheint es von dem in Abb. 1 f dargestellten Fellzeichnungsmuster-Ausschnitt einer Marmorkatze zum völligen Zeichnungsverlust und einem einfarbigen Fell mit feiner Tupfung nur noch ein relativ kleiner Schritt. Diese Tupfung entspricht farblich dem Grundton des

Fells, ist meist nur etwas dunkler. Bei der asiatischen Goldkatze findet sich eine feine rotbraune Tupfung auf hellerem Untergrund (dieser weist bei einigen Tieren auch ein graue Tönung auf). Kleinere, helle Flächen sind stellenweise von dieser Tüpfelung ausgespart, ihr Rand kann dagegen durch besonders dicht stehende Tupfen deutlich begrenzt sein. In solchen Flächen sind wahrscheinlich Restflächen zu sehen, wie sie in Abb. 1 f zwischen den

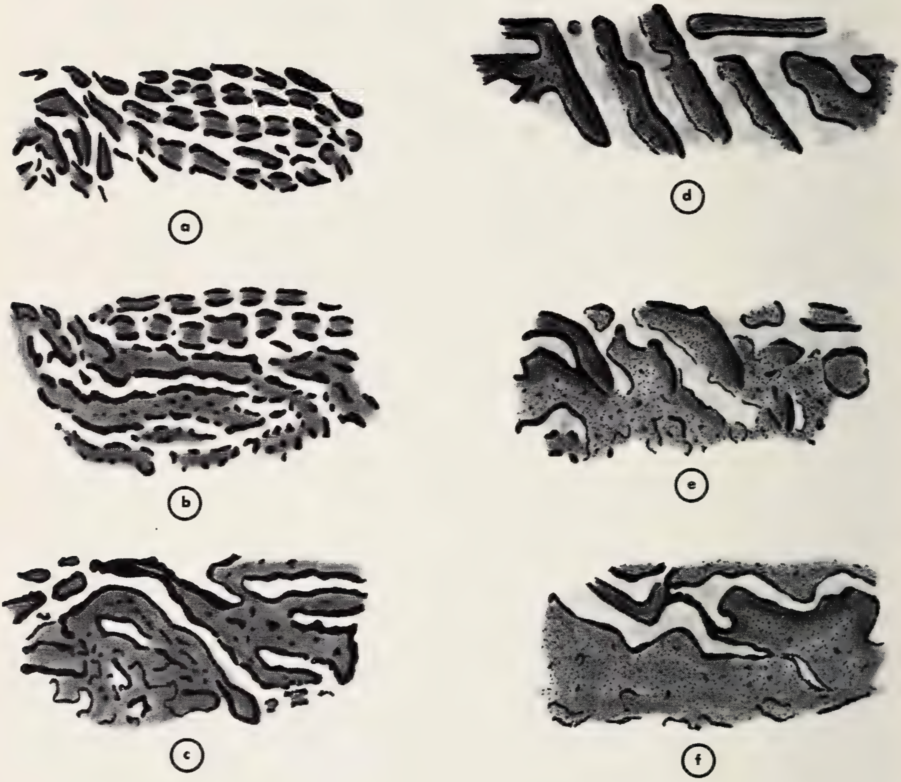


Abb. 1: Zeichnungsmuster von Ozelots [*Leopardus pardalis* (Linné, 1758)] (Abb. 1 a–c) und Marmorkatzen [*Pardofelis marmorata* (Martin, 1836)], gezeichnet nach Photographien lebender Tiere. Bei beiden Arten ist eine fortschreitende Tendenz zur Bildung größerer Musterflächen dargestellt. Die einzelnen Abbildungen zeigen jeweils die Fellzeichnung der linken Körperseite. – Ozelot: a. deutliche Ausbildung von Einzelflecken, b. Entstehung von Längsketten durch Verschmelzen von Einzelflecken, c. Ausschnitt aus der Fellzeichnung mit Ausbildung größerer Musterflächen. — Marmorkatze: d. Marmorflecken, e. teilweise Verschmelzung von Marmorflecken zu größeren Musterflächen, f. weiter fortgeschrittenes Stadium in dieser Entwicklung mit nur noch relativ kleinen Restflächen zwischen den Musterelementen.

großen, verschmolzenen Musterelementen einer Marmorkatze noch bestehen. Auch jene sind heller als die Musterflächen, weisen keine Tupfen auf und sind durch einen deutlichen, dunklen Rand von den Musterflächen abgesetzt. (Dieser Rand ist der Rand der verschmolzenen Musterelemente!) Eine Entwicklung ungefleckter, einfarbiger Felle bei den Feliden aus solchen mit großflächigen Musterelementen könnte also stammesgeschichtlich auch schon in einem Stadium der Verschmelzung der Musterflächen erfolgt sein, wie es in Abb. 1 f dargestellt ist. Ohne das Verschwinden der kleinen, helleren Restflächen durch vollständiges Zusammenfließen aller Musterflächen wäre dann schon in einem solchen Stadium die Auflösung der Solidflecken und dunklen Musterflächen-Ränder in feine Tupfen erfolgt.

Allen (1938) vermutete, daß die Fellzeichnung von *Profelis temmincki tristis* ein stammesgeschichtliches Stadium auf dem Wege zum Zeichnungsverlust bei den anderen Formen dieser Felidenart darstellen könnte. Mit der Tendenz zur Ausbildung größerer Musterflächen und Längsketten aus verschmolzenen Einzelflecken findet sich bei dieser Form eine Entwicklung angedeutet, die in der vorher erläuterten Weise zur Ausbildung eines einfarbigen Fells mit völligem Verlust der Zeichnung geführt haben könnte. Diese Auffassung Allens könnte also zutreffen; die hier vorgestellte Hypothese legt sie ebenfalls nahe.

Zusammenfassung

Taxonomische und systematische Fragen, die sich aufgrund des Farb- und/oder Zeichnungspolymorphismus bei einigen Feliden ergeben, werden am Beispiel folgender Arten bzw. Unterarten diskutiert, und einige neue Gesichtspunkte werden dazu mitgeteilt: Jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*), Serval (*Leptailurus serval*), afrikanische Goldkatze (*Profelis aurata*), asiatische Goldkatze (*Profelis temmincki tristis*). Eine Hypothese zum stammesgeschichtlichen Verlauf des Verlusts der Fellzeichnung wird ausführlich erläutert.

Summary

On the coat colour and coat pattern in some felids (Mammalia, Carnivora)

This paper discusses the taxonomic and systematic significance of the polymorphism in coat colour and/or coat pattern in the following felid species resp. sub-species: jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*), serval (*Leptailurus serval*), African golden cat (*Profelis aurata*), Asian golden cat (*Profelis temmincki tristis*). A hypothesis how uniformly coloured and unpatterned coats could have evolved in the Felidae is explained in detail.

Literatur

Adamson, J. (1969): The spotted sphinx. — Collins & Harvill Press, London.

Allen, G. M. (1938): The mammals of China and Mongolia. — Natural history of Central Asia. Vol. XI. part 1. — The American Museum of Natural History, New York.

— (1939): A checklist of African mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 83: 1–763.

Ansell, W. F. H. (1978): The mammals of Zambia. — The National Parks & Wildlife Service, Chilanga.

Blonk, H. (1963): Wilde katten. — Thieme & Cie, Zutphen.

— (1965 a): Einige Bemerkungen über das Fellmuster bei einem Surinam-Puma, *Puma concolor discolor* (Schreber, 1775). — Säugetierk. Mitt. 13: 39–40.

— (1965 b): Einiges über die afrikanische Goldkatze, *Profelis aurata aurata* (Temminck, 1827). — Säugetierk. Mitt. 13: 132–133.

Ellerman, J. R., & T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. — Trustees of the British Museum (Natural History), London.

—, — & R. W. Hayman (1953): Southern African mammals 1758 to 1951: a reclassification. — Trustees of the British Museum (Natural History), London.

Ewer, R. F. (1973): The carnivores. — Weidenfeld & Nicolson, London.

Goodwin, G. G. (1946): Mammals of Costa Rica. — Bull. am. Mus. nat. Hist. 87: 271–474.

Guggisberg, C. A. W. (1975): Wild cats of the world. — David & Charles, Newton Abbot & London.

Hemmer, H. (1966): Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae) Teil I. — Veröff. zool. Staatssamml. München 11: 1–121.

— (1978): The evolutionary systematics of living Felidae: present status and current problems. — Carnivore 1: 71–79.

Kingdon, J. (1977): East African mammals: an atlas of evolution in Africa. Vol. IIIA. — Academic Press, London & New York.

Leyhausen, P. (1950): Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden, mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. — Z. Tierpsychol. 7: 46–83.

— (1979): Katzen, eine Verhaltenskunde. — Paul Parey, Berlin & Hamburg.

Matschie, P. (1893): Die Säugetiere des Togogebietes. — Mitt. deut. Schutzgeb. 6: 162.

Mensch, P. J. A. van, & P. J. H. van Bree (1969): On the African golden cat, *Profelis aurata* (Temminck, 1827). — Biologia gabon. 5: 235–269.

Mohr, E. (1967): Zur Fellzeichnung von Puma-Welpen, *Puma concolor* (Linné, 1771). — Säugetierk. Mitt. 15: 170–172.

Petzsch, H. (1968): Die Katzen. — Urania-Verlag, Leipzig, Jena & Berlin, 2. Aufl.

Pitman, C. R. S. (1934): A report on a faunal survey of Northern Rhodesia. — Government Printer, Livingstone.

— (1949): Annual report of the Game Department for the year ended 31st December 1947. — Government Printer, Entebbe.

Pocock, R. I. (1907 a): Notes upon some African species of the genus *Felis*, based upon specimens recently exhibited in the Society's Gardens. — Proc. zool. Soc. Lond. 1907: 656–677.

— (1907 b): The significance of the pattern of the cubs of lions (*Felis leo*) and of pumas (*Felis concolor*). — Ann. Mag. nat. Hist. (7) 20: 436–445.

— (1917): The classification of existing Felidae. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 20: 329–350.

— (1932): The marbled cat (*Pardofelis marmorata*) and some other Oriental species, with the definition of a new genus of the Felidae. — Proc. zool. Soc. Lond. 1932: 741–766.

Rosevear, D. R. (1974): The carnivores of West Africa. — Trustees of the British Museum (Natural History), London.

Schneider, K. M. (1953): Von der Fleckung junger Löwen. — Zool. Garten (NF) 20: 127–150.

Smithers, R. H. N. (1975): Family Felidae. — In: Meester, J., & H. W. Setzer (Eds.): The mammals of Africa, an identification manual. Part 8.1. — Smithsonian Institution Press, City of Washington.

Tonkin, B. A., & E. Kohler (1978): Breeding the African golden cat *Felis (Profelis) aurata* in captivity. — Int. Zoo Yb. 18: 147–150.

Weigel, I. (1961): Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. — Säugetierk. Mitt. 9: Sonderheft.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gustav Peters, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 1

Aus der Abteilung Physiologische Ökologie am Institut für Biologie III (Lehrstuhl Zoophysiologie) der Universität Tübingen

Temperaturregulation und Sauerstoffverbrauch beim Senegal- und Zwerggalago *[Galago senegalensis, Galago (Galagoides) demidovii]*[1])

von

H.-J. DOBLER

Einleitung

Galagos bewohnen Afrika südlich der Sahara von 13° Nord bis 27° Süd. Das Gebiet umfaßt mehrere Vegetationszonen (Baum-Buschsavanne, tropischer Regenwald) mit unterschiedlichen klimatischen Bedingungen. Hoesch & Niethammer (1940) sowie Bearder (1969) geben für den Lebensraum des Senegalgalago (Savannenbereiche) extreme Temperaturschwankungen von − 8 bis + 37°C an. Der Zwerggalago (*G. demidovii*) lebt dagegen in den tropischen Waldgebieten vom Rift Valley bis an die Guinea-Küste unter gleichmäßigeren Temperaturbedingungen. Die unterschiedlichen Lebensbedingungen ließen auch unterschiedliche Leistungen im Bereiche der Temperaturregulation und des Energiestoffwechsels erwarten. In der Literatur (Bearder & Doyle 1974; Doyle 1974; Sauer & Sauer 1963; Welker 1974) gibt es darüber nur wenige Hinweise. Eisentraut (1961) führte beim Senegalgalago Messungen der Körpertemperatur durch. Im Vergleich zum Schlanklori stellte er beim Galago ein gutes Regulationsvermögen und eine geringe tägliche Variation der Körpertemperatur fest. Bei *G. demidovii* fanden Hildwein (1972) und Hildwein & Goffart (1975) einen gegenüber dem gewichtsspezifischen Erwartungswert erniedrigten Basal-Stoffwechsel. Perret (1978) stellte bei *G. demidovii* eine jahreszeitliche Variation des Sauerstoffverbrauches im Zusammenhang mit dem Sexualzyklus fest.

In der vorliegenden Arbeit wurde unter verschiedenen Temperaturbedingungen die Regulation der Körpertemperatur, der Sauerstoffverbrauch und das thermoregulatorische Verhalten der beiden Galago-Arten untersucht. Die erfolgreiche Aufzucht neugeborener Galagos brachte erstmals Aufschluß über die postnatale Entwicklung der Temperaturregulation.

---

[1]) Die Arbeit ist Teil einer Dissertation an der Universität Tübingen, 1978

Material und Methode

Für die Versuche standen 18 Galagos zur Verfügung. Soweit an den lebenden Tieren feststellbar, handelte es sich um 1 *G. s. senegalensis* (♂), 14 *G. s. moholi* (10♂ + 4♀) und 3 *G. demidovii* (3♀). Das genaue Alter war in keinem Fall bekannt. 7 Moholi-Galagos kamen im Verlauf dieser Arbeit zur Welt.

Der Senegalgalago wurde einzeln, die Moholi- und Zwerggalagos paarweise oder in Gruppen in Holzkäfigen (150 × 100 × 65 cm) in einem Konstantraum bei 26 ± 2°C (45 ± 10 % relative Feuchte) gehalten. Zur langfristigen Temperaturanpassung waren die Tiere in ihren Käfigen in Konstanträumen bei 20°C (55 ± 5 % relative Feuchte) bzw. bei 30°C (40 ± 5 % relative Feuchte) jeweils 2 Monate lang untergebracht. Sie waren einem LD-Wechsel von 13:11 Stunden ausgesetzt (D-Phase 19^{00} bis 6^{00}; L-Phase 40–60 Lux, D-Phase 0,1–0,4 Lux).

Die Fütterung mit Salat, Möhren, Äpfeln, Bananen und Mehlwürmern erfolgte zu unregelmäßigen Tageszeiten (Wasser ad lib.). Einmal wöchentlich wurde das normale Futter durch einen Brei aus Milch, Miluvit-Kindernahrung, Traubenzucker, Honig, Vitakalk, gemahlener Affendiät (Fa. Altromin), Vitaminen (Protovita) und Wasser ersetzt. Gelegentlich erhielten die Galagos auch Heuschrecken.

Das 24-Stunden-Muster der lokomotorischen Aktivität wurde an 2 Moholi-Galagos ermittelt. Die Versuchstiere lebten jeweils 6 Wochen in einem Wackelkäfig (90 × 45 × 60 cm), der in einem Konstantraum bei 26° C Umgebungstemperatur untergebracht war. Die ersten 3 Wochen dienten zur Eingewöhnung der Tiere. Als Maß für die lokomotorische Aktivität diente die Zahl der durch Käfigbewegungen pro 30 Minuten verursachten elektrischen Kontakte.

Die Messung der Rektaltemperatur erfolgte mit einem elektronischen Thermometer (Thermophil; Fa. Ultrakust; Meßgenauigkeit ± 0,2° C, Meßtiefe 20 mm; gegen Standard-Thermometer geeicht). Dazu wurden die Tiere aus ihren Haltungskäfigen herausgenommen; nur die Meßwerte, die innerhalb von 30 Sekunden nach Aufnahme der Tiere ermittelt werden konnten, wurden ausgewertet. Um die Schwankungen des täglichen Temperaturverlaufs zu erfassen, wurden die Werte für jede volle Stunde ermittelt (maximal 4 Messungen pro Tag, Mindestabstand zwischen den Messungen 3 Stunden). Die Oberflächentemperaturen wurden mit einem elektronischen Thermometer und mit einer speziellen Oberflächensonde (United Systems Corp., Model 581 C, Oberflächensonde 709 A, Meßgenauigkeit ± 0,1° C) ermittelt.

Der Sauerstoffverbrauch wurde jeweils in einem offenen System gemessen (Einzelheiten bei Weigold 1973). Das Versuchstier war in einer Atmungsküvette aus Plexiglas auf einem Gitterrost (Maschenweite 13 mm) über einer Schicht Paraffinöl, in der Urintropfen und Kot aufgefangen wurden, untergebracht. Küvette und Vergleichslufteingang befanden sich in einem Temperaturschrank (Ehret). Die Messungen an adulten Galagos und an Jungtieren (vom 4. Lebensmonat an) erfolgten in einer Küvette aus Plexiglasrohr (∅ 20 cm, Inhalt 6 000 cm^3) bei einem Luftdurchsatz von 27 l/h (STPD). Für neugeborene Galagos wurde eine Küvette mit 600 cm^3 bei einem Luftdurchsatz von 13,5 l/h (STPD), von der 4. Lebenswoche an eine Küvette mit 1 800 cm^3 Inhalt bei einem Luftdurchsatz von 22,5 l/h (STPD) verwendet. Die Berechnung des Sauerstoffverbrauchs erfolgte nach der Methode von Depocas & Hart (1957). Eine Korrektur bezüglich des CO_2-Gehaltes der Ausatmungsluft erfolgte nicht. Alle Angaben zum Sauerstoffverbrauch sind auf Standardbedingungen bezogen. Die ermittelten Stoffwechselwerte stellen den durchschnittlichen Sauerstoffverbrauch bei gegebener Umgebungstemperatur dar. Minimalwert bedeutet den in einem Versuch wenigstens über 30 Minuten (bei Versuchen mit Neugeborenen mindestens über 5 Minuten) gehaltenen niedrigsten Sauerstoffverbrauch. Alle Stoffwechselversuche erfolgten während der täglichen Ruhephase. Die Versuchsdauer betrug bei adulten Tieren mindestens 4 Stunden, bei Jungtieren während der postnatalen Entwicklung 3 bzw. 4 mal 30 Minuten im Abstand von 30–45 Minuten. Vor und nach jedem Versuch ermittelte ich das Körpergewicht und die Rectaltemperatur. Mittel- und Extremwerte aller Versuchstiere: *G. s. senegalensis* 275 g, *G. s. moholi* 156 g (142–168), *G. demidovii* 68 g (65–71).

Das thermoregulatorische Verhalten konnte durch eine Sichtscheibe am Temperaturschrank während der Stoffwechselversuche beobachtet und protokolliert werden. Bei Versuchen mit extremen Umgebungstemperaturen wurde außerdem eine Infrarot-Fernsehkamera (Grundig, Typ FAE 70) eingesetzt. Die für den Sauerstoffverbrauch ermittelten Regressionsgeraden wurden nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet. Auf weitere methodische Einzelheiten wird an entsprechender Stelle eingegangen.

Abkürzungen:

KT = Körpertemperatur
UT = Umgebungstemperatur
LD = Licht-Dunkel-Wechsel
rF = relative Feuchte
KG = Körpergewicht
TNZ = thermische Neutralzone
KK = Korrelationskoeffizient
EWL = evaporativer Wasserverlust

Ergebnisse

Tagesgang der Körpertemperatur

Unter den Laborbedingungen beginnt die Aktivität etwa 30 Minuten vor dem Einsetzen der Dunkelheit. Der erste Aktivitätsgipfel entspricht dem Zeitraum, in dem die Tiere ihr Schlafhaus verlassen. Sie putzen sich und beginnen dann mit intensiver Futtersuche. Die Körpertemperatur steigt in diesem Zeitraum vom Tagesmittel (36,8 ± 0,5° C) auf 38,5 ± 0,3° C an (Abb. 1).

Das Aktogramm zeigt eine die ganze Nacht anhaltende lokomotorische Aktivität mit gelegentlichen Ruhepausen bis zu 1 Stunde. Die Körpertemperatur läßt dabei 3 Gipfel erkennen. Nach dem 1. Maximum gegen 19^{00} Uhr erfolgt zunächst ein Rückgang bis gegen 23^{00} Uhr. Um 24^{00} steigt die KT erneut um 1,5° C an und erreicht wiederum Werte über 38° C. Der 3. Gipfel liegt in der zweiten Nachthälfte. In den Morgenstunden sinkt die KT kontinuierlich ab und erreicht zwischen 6^{00} und 11^{00} vormittags 36,2 ± 0,5° C.

In Abb. 2 ist der tägliche Verlauf der Körpertemperatur aller 3 Galagoformen jeweils als Mittelwertskurve dargestellt (mindestens 5 Messungen für jede volle Stunde je Tier). Bei allen ist ein deutlicher Anstieg vom Niveau der täglichen Ruhetemperatur zur nächtlichen Aktivitätstemperatur feststellbar. Beim Senegalgalago beträgt die mittlere Ruhetemperatur 36,0 ± 0,4° C, die mittlere Aktivitätstemperatur 37,7 ± 0,2° C (Amplitude 1,7° C). Der Moholigalago hat eine durchschnittliche Ruhetemperatur von

36,8 ± 0,5° C und eine Aktivitätstemperatur von 37,9 ± 0,4° C (Amplitude 1,1° C). Der Zwerggalago weist mit 37,2 ± 0,3° C die höchste mittlere Ruhetemperatur und mit 0,6° C die geringste Differenz zwischen Tag- und Nachtwert auf. Am Ende der Aktivitätszeit fällt die KT bei den Senegalgalagos innerhalb von 1 Stunde maximal um 2° C ab. Bei *G. demidovii* bleibt dieser steile Temperaturabfall aus. Der große Senegalgalago erreicht sein Temperaturminimum gegen 8⁰⁰ Uhr, die kleineren Moholigalagos bereits 1 Stunde früher.

Um die Fähigkeit der Galagos zur langfristigen Anpassung der KT an hohe und niedere UT zu prüfen, wurden je 1 Paar Moholis 2 Monate lang bei

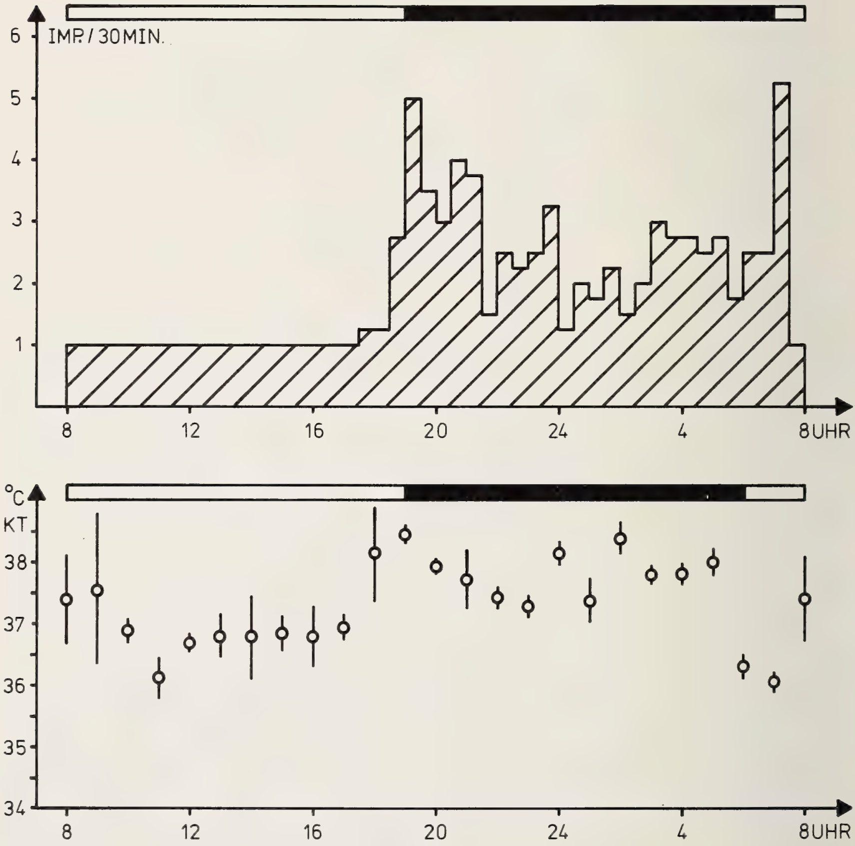


Abb. 1: Aktogramm (Mittelwerte von 2 Tieren, Versuchsdauer 20 Tage) und Tagesgang der Körpertemperatur ($\bar{x}$ ± S. D. von 5 Tieren, 3 Weibchen und 2 Männchen, mindestens 5 Messungen für jede volle Stunde) von *Galago senegalensis moholi* bei 26° C UT. Balken: Licht-Dunkel-Wechsel.

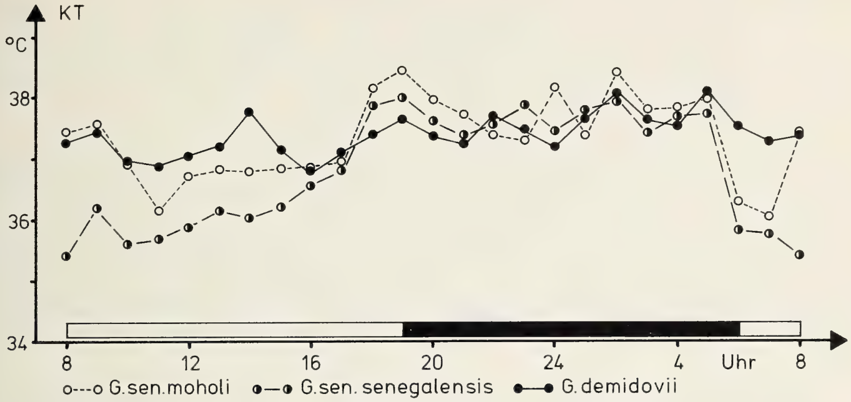


Abb. 2: Tagesgang der Rektaltemperatur (Mittelwertkurven) bei 5 *Galago senegalensis moholi* (3 ♂ + 2 ♀), 1 *Galago senegalensis senegalensis* (♂) und 3 *Galago demidovii* (3 ♀) bei 26° C UT (mindestens 5 Messungen für jede volle Stunde). Balken: Licht-Dunkel-Wechsel.

20° C bzw. 30° C gehalten. Dabei ergaben sich keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den Vergleichstieren (26° C UT). Bei den an 20° C angepaßten Galagos sinkt die KT in der Ruhephase jedoch auf einen erniedrigten Durchschnittswert (36,4 ± 0,5° C) ab. Die Differenz zwischen mittlerer Ruhe- und Aktivitätstemperatur beträgt 1,4° C. Die mittleren Körpertemperaturen der bei 30° C angepaßten Tiere unterscheiden sich während der Ruhephase nicht von den unter Normalbedingungen ermittelten Werten. Die Tag-Nacht-Differenz beträgt hier 1,3° C (1,1° C bei UT 26° C). Demnach sind Galagos in der Lage, ihr tägliches Temperaturmuster auch unter langfristig veränderten Umgebungstemperaturen von 20 und 30° C konstant zu halten (Tab. 1).

Tabelle 1: Mittelwerte der Rektaltemperatur (°C) und S. D. bei allen untersuchten Galagos in Abhängigkeit von der UT.

Species	Senegalgalago	Zwerggalago	Moholigalago	Moholigalago	Moholigalago
Anzahl	1	3	5	2	2
UT (°C)	26	26	26	20	30
Ruhephase (6–18^{00})	36,0 ±0,4	37,2 ±0,3	36,8 ±0,5	36,4 ±0,5	36,8 ±0,3
Aktivitätsphase (19–5^{00})	37,7 ±0,3	37,8 ±0,3	37,9 ±0,4	37,7 ±0,5	38,1 ±0,5

Körpertemperaturen bei unterschiedlichen Umgebungsbedingungen

Mit welcher Genauigkeit die Galagos auch bei drastischen Veränderungen der Umgebungstemperatur ihre Körpertemperatur regulieren können, wurde am Senegal- und Moholigalago geprüft.

In einer ersten Versuchsserie wurde (vor und nach den Stoffwechselmessungen, Dauer mindestens 4 Stunden) bei Umgebungstemperaturen von 5°C bis 40°C die Rektaltemperatur ermittelt. Die Versuchstiere waren während der gesamten Belastungszeit in der Atmungsküvette. In einer weiteren Versuchsserie wurde deshalb bei Umgebungstemperaturen von 10°C bis 35°C an unbehinderten Galagos (in den normalen Haltungskäfigen) die KT gemessen (Dauer der jeweiligen Temperaturbelastung mindestens 4 Stunden). In Abb. 3 sind für jede Temperaturstufe die Mittelwerte für *G. s. senegalensis* und für *G. s. moholi* aus beiden Versuchsserien dargestellt.

Bei dem im Käfig gehaltenen Senegalgalago lagen die Rektaltemperaturen bis zu 35°C UT noch innerhalb des normalen Bereichs. Wurden die Messungen dagegen nach dem Aufenthalt in der Stoffwechselküvette durchgeführt, so war die Rektaltemperatur in den oberen Temperaturbereichen erhöht. Beim Moholigalago lagen die entsprechenden Werte bis 25°C UT noch an der unteren Grenze der Ruhetemperatur. Messungen nach den Stoffwechselversuchen ergaben bei UT über 25°C höhere Werte für die Körpertemperatur. Bei Umgebungstemperaturen über 35°C können die Tiere in der Atmungsküvette demnach ihre temperaturregulatorischen Fähigkeiten nicht mit gleicher Effizienz einsetzen wie im Haltungskäfig.

Sauerstoffverbrauch und Umgebungstemperatur

Thermische Neutralzone und Ruhestoffwechsel: Der Sauerstoffverbrauch wurde von 10°C bis 40°C UT ermittelt (Abb. 4). Der große Senegal-Galago (Einzeltier: 275 g) hat eine thermische Neutralzone von 28–34°C UT. In diesem Temperaturbereich beträgt der durchschnittliche O_2-Verbrauch 0,72 ml/g·h. Ein Minimalwert innerhalb der TNZ liegt mit 0,59 ml/g·h bei 32°C UT. Der höchste gemessene O_2-Verbrauch beträgt 1,59 ml/g·h (10°C UT). Unterhalb der unteren kritischen Temperatur (28°C) steigert der Galago seinen O_2-Verbrauch durchschnittlich um 0,04 ml O_2/g·h·°C.

Bei dem leichteren Moholi-Galago (mittleres Gewicht 156 g) reicht die thermische Neutralzone von 28 bis 35°C. In diesem Temperaturbereich beträgt der O_2-Verbrauch durchschnittlich 0,77 ml/g·h (Minimalwert 0,71 ml O_2/g·h bei 33°C UT). Unterhalb der TNZ (28°C) steigt der Sauerstoffverbrauch um 0,05 ml/g·h·°C.

Der Zwerggalago (Mittel 68 g) verbraucht im Bereich seiner thermischen Neutralzone (30–35°C) durchschnittlich 0,93 ml O_2/g·h (Minimalwert 0,91 ml O_2/g·h bei 35°C). Unterhalb der unteren kritischen Temperatur (30°C) steigert der Zwerggalago seinen Sauerstoffverbrauch um 0,065 ml O_2/g·h·°C.

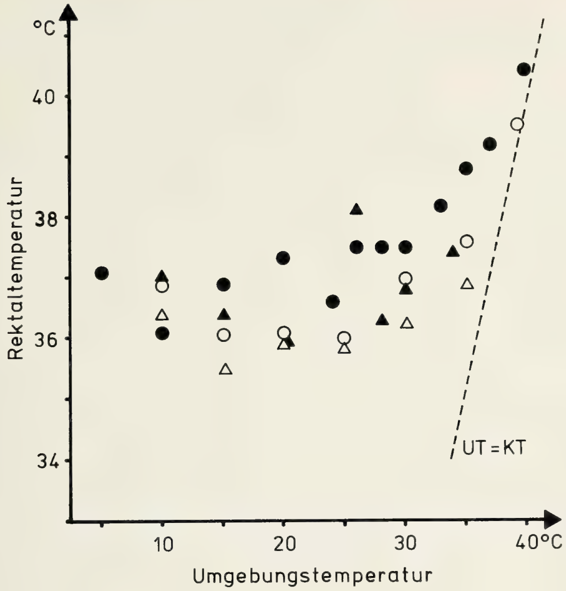


Abb. 3: Mittelwerte der Rektaltemperaturen (mindestens 4 Messungen pro Temperaturstufe) am Ende der Stoffwechselmessungen (schwarze Symbole) und bei unbehinderten Galagos (offene Symbole) in Abhängigkeit von der UT bei *G. s. senegalensis* (△) und bei *G. s. moholi* (○).

Da die Buschbabies ihre nächtliche Aktivität immer wieder stundenweise unterbrechen, gelang es, den O_2-Verbrauch auch in diesen „nächtlichen Ruhepausen" zu ermitteln. Entsprechend der höheren KT lag er beim Senegal- und Moholigalago 15–25% höher als in der täglichen Ruhephase. Beim Zwerggalago verlief die Anstiegsgerade deutlich steiler.

Die obere kritische Temperatur ist bei beiden Arten nahezu gleich (34 bzw 35° C). Gegenüber dem Senegal- und Moholi-Galago besitzt der Zwerggalago eine relativ enge TNZ; bei fallender UT reagiert er mit einem steileren Anstieg des Sauerstoffverbrauches als die beiden anderen.

Unterhalb der unteren kritischen Temperatur würde der Körper bei gleichbleibender Wärmebildung auskühlen. Sinkt die UT weiter, so muß der O_2-Verbrauch proportional zum Temperaturgefälle steigen. Die Steigung der Regressionsgeraden ist daher ein Maß für die Wirksamkeit der thermischen Isolation. Bei Senegal- und Moholigalago ist dieser Anstieg relativ flach. Der mittlere O_2-Verbrauch ist bei beiden etwa verdoppelt, wenn die UT 10°C erreicht, beim Zwerggalago dagegen auf das 2,5-fache des Minimalstoffwechsels angestiegen. Die Steigung der Geraden entspricht der „minimal thermal conductance". Sie beträgt beim Tagesstoffwechsel 0,04,

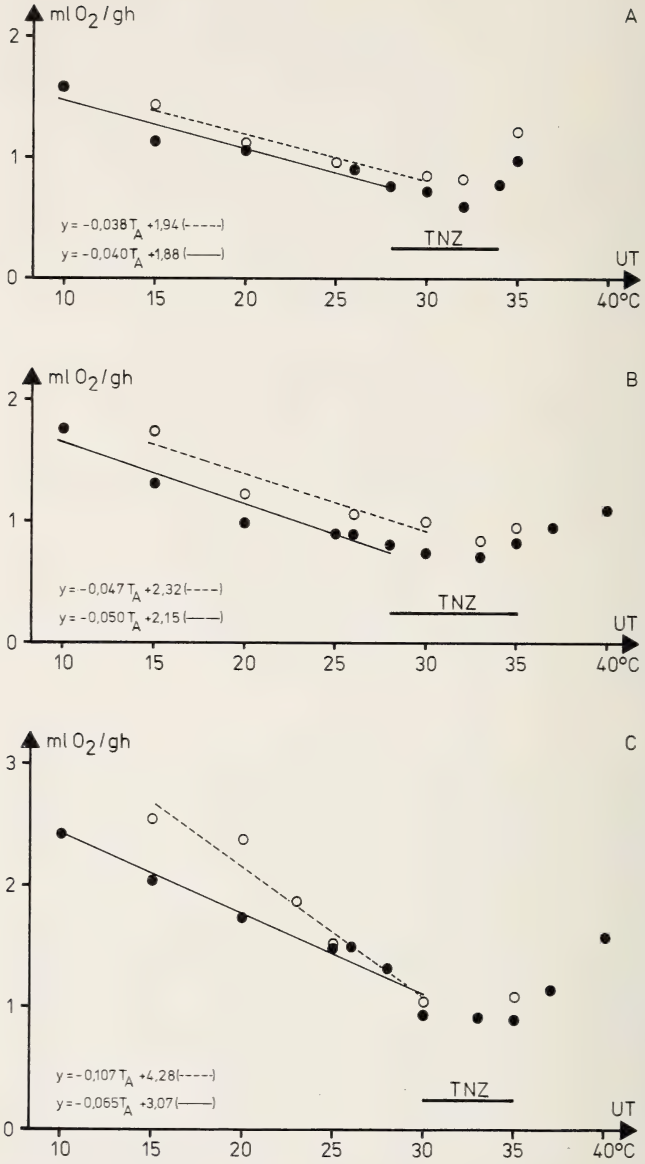


Abb. 4: O_2-Verbrauch bei verschiedenen Umgebungstemperaturen (Mittelwerte aus je 7 Messungen) bei 1 *G. s. senegalensis* (A), 5 *G. s. moholi* (B) und 3 *Galago demidovii* (C) während der täglichen Ruhephase (geschlossene Symbole) und während der nächtlichen Ruhepausen (offene Symbole). Eingezeichnet ist die Regressionsgerade für den O_2-Verbrauch unterhalb der unteren krit. UT.

0,05 und 0,065 ml $O_2/g \cdot h \cdot {}^\circ C$. Nach der von Herreid & Kessel (1967) gegebenen Gleichung (ml $O_2/g \cdot h \cdot {}^\circ C = 1{,}02 \times W^{-0{,}505}$) entsprechen diese Werte erst 66 %, 63 % und 54 % des Erwartungswertes.

Da die 3 Geraden in keinem Fall die Abszisse bei einem der tatsächlichen Körpertemperatur entsprechenden Wert schneiden, ist anzunehmen, daß die Galagos ihre Möglichkeiten zur thermischen Isolation bei der unteren kritischen Temperatur noch nicht maximal nutzen (Mc Nab 1970). Auch bei Umgebungstemperaturen oberhalb der TNZ steigt der Sauerstoffverbrauch des Zwerggalagos im Verhältnis zu Senegal- und Moholigalago am steilsten an, was die stärkste Belastung zum Ausdruck bringt.

Die 2-monatige Haltung der Senegal- und Moholigalagos bei 20 und 30° C UT hatte keinen wesentlichen Einfluß auf die Höhe der KT. Auch die tagesperiodischen Schwankungen blieben unter diesen Bedingungen erhalten. In Abb. 5 sind entsprechende Stoffwechselmessungen der an hohe und tiefe UT angepaßten Galagos im Vergleich zu den bei 26° C gehaltenen Tieren dargestellt. Die Werte lassen keine Niveauverschiebungen im thermisch neutralen Bereich erkennen. Auch die kritischen Temperaturen aller 3 Gruppen liegen dicht beisammen. Bei 10° C UT reagieren die hitze-ange-

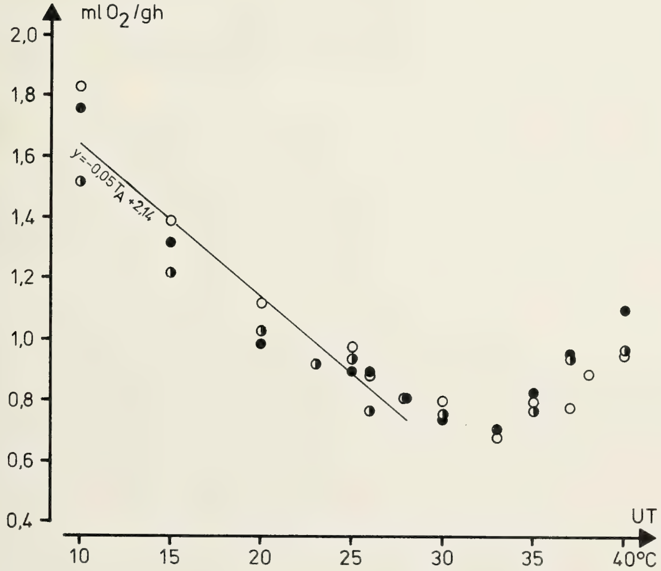


Abb. 5: O_2-Verbrauch von *G. s. moholi* nach langfristiger Anpassung an 20° C (◑) und 30° C (○). Eingezeichnet sind die Mittelwerte von mindestens 5 Messungen an jeweils 2 Tieren im Vergleich zu den bei 26° C UT (Normalbedingungen) ermittelten Werten (●) (Mittelwerte von 5 Tieren) in Abhängigkeit von der UT.

paßten Tiere mit der höchsten Stoffwechselsteigerung, während die gleichen Tiere bei Umgebungstemperaturen über 35° C die niedrigsten Werte aufwiesen.

Thermoregulatorisches Verhalten

Bei Kälte nehmen Galagos eine charakteristische Körperhaltung ein: Kopf und Arme werden an den Bauch gezogen, die Beine dem Körper seitlich angelegt und die Ohrmuscheln eingefaltet. Der Schwanz wird nach vorne um den Kopf gelegt. In dieser Stellung gleichen die Tiere durch ihr dichtes Fell einer wolligen Kugel [2]). Sie bieten so der kalten Umgebung eine möglichst kleine Oberfläche (Abb. 6). Kältezittern war bei allen Belastungsversuchen mit Temperaturen unter 15° C an der Körperoberfläche spürbar.

Auch bei Hitzebelastung (35–40° C UT) reagieren die Tiere mit spezifischem thermoregulatorischem Verhalten. Ihre Möglichkeiten, überschüssige Wärmelast abzugeben, sind jedoch gering. Bei 35° C UT wird der Senegalgalago, bei 37 bzw. 40° C UT der Moholi- und der Zwerggalago (unter den gegebenen Versuchsbedingungen) unruhig. Die Tiere strecken sich so weit als möglich und suchen mit Hand- und Fußflächen Kontakt zu kühleren Unterlagen. Die Ohrmuscheln werden weit abgestreckt, und ihre Blutgefäße erweitern sich stark. Bei steigender Hitzebelastung folgt ein Einspeicheln der Extremitäten und des Kopfes und ein Belecken der stark hervortretenden Geschlechtsorgane (Männchen und Weibchen). Zuletzt ist auch „Harnwaschen" zu beobachten [3]).

Das dichte, gut isolierende Fell und die geringe Zahl (vermutlich funktionsloser) Schweißdrüsen (Yasuda et al. 1961; Montagna et al. 1963; Machida et al. 1965; Hiley 1976) verhindern eine rasche Abgabe der angestauten Wärmelast. Überschüssige Wärme kann somit nur über die Atemwege und über die fellfreien Oberflächen (Nase, Ohren, Hand- und Fußflächen) abgegeben werden. Diese Mechanismen sind jedoch bei starker Hitze unzureichend; die Tiere geraten bald in Hyperthermie. Dies zeigt sich deutlich durch den relativ raschen Anstieg der Rektaltemperatur. Bei Umgebungstemperaturen um 35° C stieg die KT des Senegalgalagos nach etwa 2 Stunden von 35,4 auf 38,6° C an. Beim Moholigalago stieg die Körpertemperatur bei einer UT von 37° C innerhalb von 5 Stunden auf 40,8° C. Den höchsten Wert erreichte der Zwerggalago (nach 6 Stunden bei 40° C UT) mit 41,9° C. Auch die Atemfrequenz erhöhte sich mit steigender UT: ähnlich wie beim

---

[2]) Sauer (1974) beschreibt, daß Galagos unter natürlichen Kältebedingungen auch gruppenweise in einem Nest schlafen.

[3]) Diese Verhaltensweise ist auch von anderen Primaten bekannt *(Cebus apella, Saimiri, Loris tardigradus)*; die Bedeutung des Harnwaschens ist jedoch umstritten (Eibl-Eibesfeld 1953; Ilse 1955; Nolte 1958; Sauer 1963; Schmidt & Seitz 1967; Welker 1973).

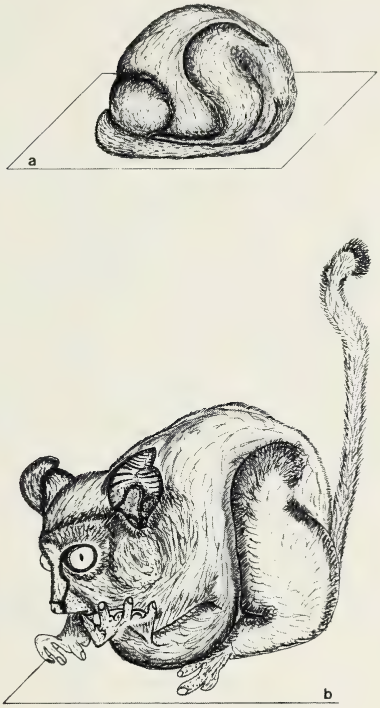


Abb. 6: (a) Kugelstellung eines schlafenden Moholi-Galagos bei 10° C UT (gezeichnet nach einer Photographie). (b) Moholi-Galago beim Einspeicheln der Hände als Reaktion auf Hitze (UT 37° C) (gezeichnet nach einem Photo).

Riesengalago (Hiley 1976) stieg die Atemfrequenz bei den 3 untersuchten Formen von 40–80 Atemzügen/Minute unter Hitzebelastung auf etwa 150–180 Atemzüge/Minute an. In ihrem natürlichen Lebensraum entgehen die Buschbabies den täglichen Hitzebelastungen, indem sie Laubnester oder Höhlen mit einem gemäßigten Mikroklima aufsuchen.

Ontogenese der homoiothermen Stoffwechselreaktion

Während der Untersuchungen konnten 2 Paare der Moholigalagos zur Fortpflanzung gebracht werden. In Tab. 2 sind alle Daten der im Labor geborenen Galagos zusammengestellt. Die Geburtsdaten zeigen 2 deutlich trennbare Fortpflanzungsperioden im Spätherbst und im Frühjahr. Die Abstände zwischen zwei Würfen betragen 6–9 Monate und entsprechen damit der Verteilung der Regenzeiten im natürlichen Lebensraum (Doyle et al. 1971).

Tabelle 2: Übersicht über die im Labor geborenen Moholigalagos.

Eltern	Geburtsdatum	Wurfgröße	Geschlecht	Tier-Nr.	Geburtsgewicht (g)
Nr. 2 (♀) Nr. 3 (♂)	17. 2. 1975	Zwillinge	♂ ♂	10 11	13,0 12,6
	25. 11. 1975	Zwillinge (Frühgeb.)	♂ ♂	13 14	7,5 7,1
	23. 5. 1976	Einzelj.	♀	16	14,8
Nr. 5 (♀) Nr. 6 (♂)	3. 3. 1975	Einzelj.	♂	12	14,6
	10. 12. 1975	Einzelj.	♂	15	13,7
	6. 6. 1976	Zwillinge	♂ ♂	17 18	11,2 11,6

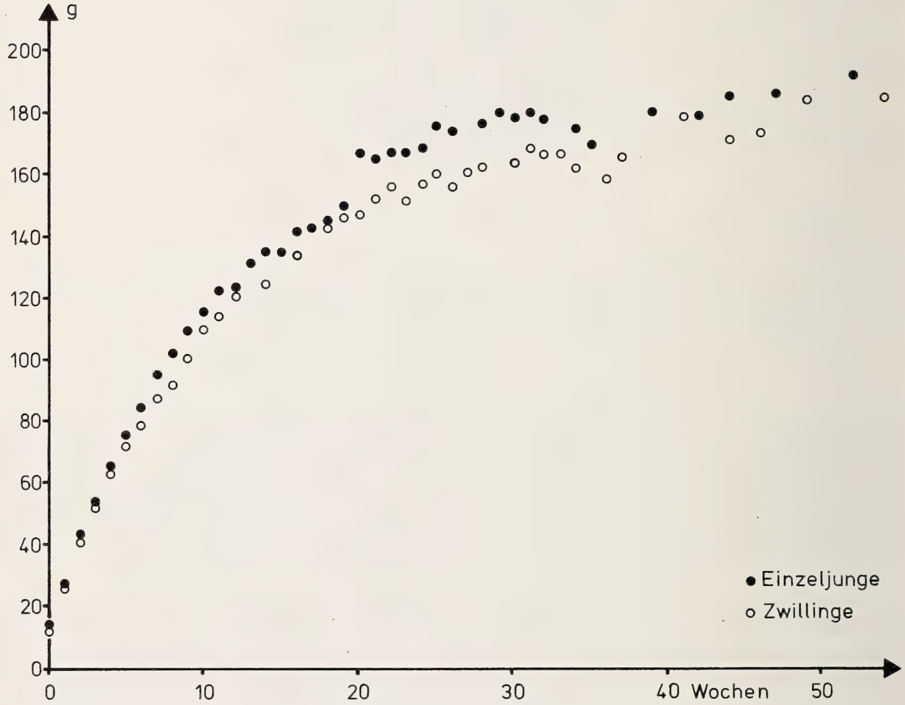


Abb. 7: Die Entwicklung des Körpergewichts im ersten Lebensjahr von Moholi-Galago-Jungen. Eingetragen sind die Mittelwerte von 3 Tieren (Einzeljunge) bzw. 4 Tieren (Zwillinge).

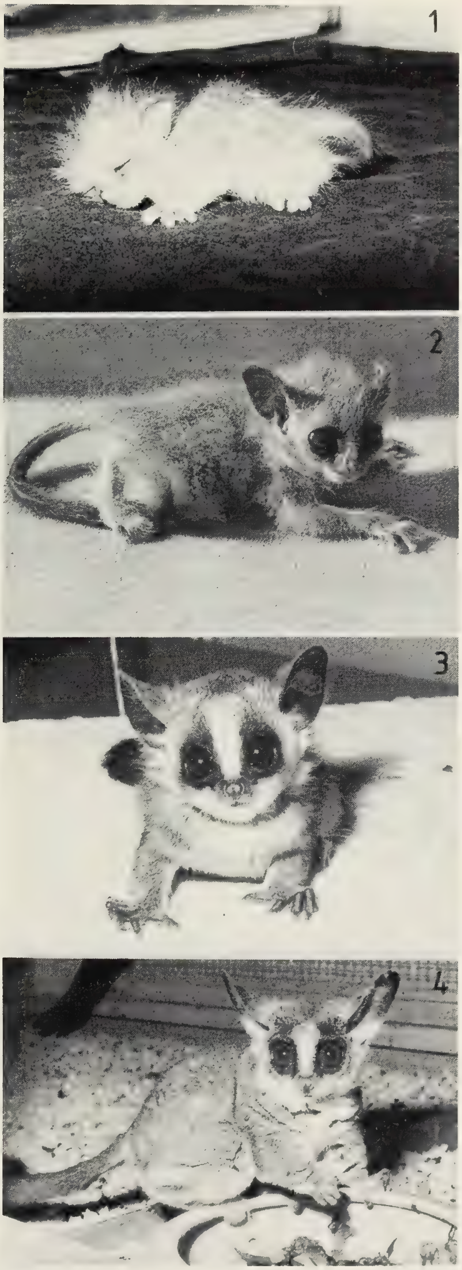


Abb. 8: *Galago senegalensis moholi* in verschiedenen Altersstufen. 1: 0. Lebenstag, 2: 12. Lebenstag, 3: 28. Lebenstag, 4: adult.

Die neugeborenen Galagos entsprechen nach ihrem Verhalten und ihrer Entwicklung dem Typ der „Nesthocker". Ihr Rücken und ihre Flanken sind nur spärlich behaart, die Bauchseite ist nackt. Das Geburtsgewicht der Moholigalagos betrug im Mittel 12,1 g (11,2–13,0 g) bei Zwillingsgeburten und 14,4 g (13,7–14,8 g) bei Einzelgeburten. Dies entspricht 8 % bzw. 9 % des mittleren Adultgewichtes.

In den ersten 6 Wochen erfolgte ein rasches Wachstum (Abb. 8). Bis zum 8. Lebenstag hatten die Zwillinge ihr Anfangsgewicht bereits verdoppelt. Nach der 5. Woche erreichten sie 45 % und in der 12. Lebenswoche 75 % des mittleren Adultgewichtes (156 g). Die Gewichtsentwicklung der Einzeljungen verlief erwartungsgemäß etwas schneller. Sie hatten ihr Geburtsgewicht bereits am 7. Lebenstag verdoppelt, erreichten in der 5. Woche 45 % und in der 11. Woche 75 % des mittleren Adultgewichtes. Die Zwillinge erreichten den Adultwert erst nach 25 Lebenswochen, die Einzeljungen dagegen etwa 4 Wochen früher.

Das Wachstum der Extremitäten, des Schwanzes und des gesamten Körpers wurde ermittelt (Abb. 9). Mit einer durchschnittlichen Länge von 5 cm ist der Schwanz bereits am Tag der Geburt um etwa 0,5 cm länger als der Körper. Nach 118 Tagen ist er auf durchschnittlich 24 cm Länge gewachsen und übertrifft den Körper um etwa 10 cm. Der Schwanz ist für die Fortbewegung wichtig; er dient dem Buschbaby beim Sprung als Steuerorgan. Sein rasches Wachstum ist dadurch ver-

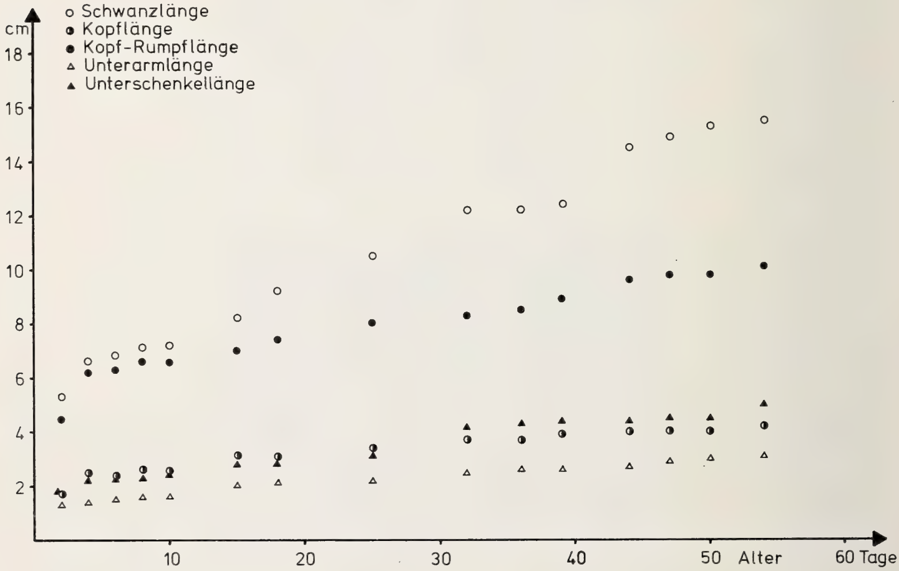


Abb. 9: Wachtstumsverhältnisse bei *Galago senegalensis moholi* während der postnatalen Entwicklung. Eingetragen sind die Mittelwerte aller 7 Jungen.

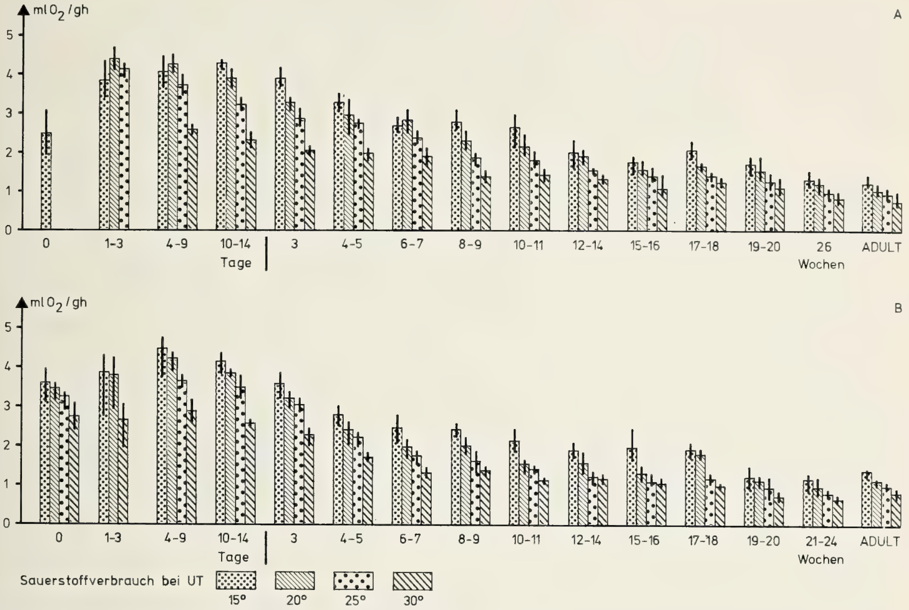


Abb. 10: O_2-Verbrauch von *G. s. moholi* in Abhängigkeit von Alter und UT. Eingetragen sind die Mittel- und Extremwerte (Auswertung über die gesamte Versuchsdauer von 30 Minuten in jedem Bereich der UT). A: Zwillinge (2 Tiere), B: Einzeljunge (2 Tiere).

ständlich. Das ungleiche Wachstum von Unterarm und Unterschenkel steht im Zusammenhang mit der Spezialisierung der Hinterbeine zur bipeden, springenden Fortbewegungsweise.

Da die Temperaturregulation mit der Fähigkeit zur Stoffwechselsteigerung unter Kältebelastung in enger Beziehung steht, wurde bei 4 Jungen (2 Zwillinge und 2 Einzeljunge) mit fortschreitendem Alter der Sauerstoffverbrauch bei verschiedenen Umgebungstemperaturen (15, 20, 25 und 30° C) ermittelt (Abb. 10). Jeder Versuch dauerte 30 Minuten. Zwischen 2 Versuchen lag jeweils eine Ruhepause von 30 bis 45 Minuten. In dieser Zeit wurden die Jungen zu ihren Eltern in das Nest zurückgebracht. Körpertemperatur und Körpergewicht wurden vor und nach jedem Versuch bestimmt.

Vom 1. bis 3. Lebenstag liegt der Sauerstoffverbrauch bei allen Umgebungstemperaturen höher als am Tag der Geburt. Die homoiotherme Stoffwechselreaktion auf Umgebungstemperaturen zwischen 15 und 25° C ist stets ausgeprägt. Die höchsten Werte liegen bei 4,5 ml $O_2/g \cdot h$. Im Verlauf der folgenden Wochen verringert sich die Stoffwechselreaktion fortlaufend. Nach 15 Wochen ist sie um mehr als 50 % reduziert. Dies geht in erster Linie auf die Verminderung der Wärmeabgabe pro Gewichtseinheit und die zunehmend verbesserte thermische Isolation zurück. Das am Anfang noch ungünstige Oberflächen-Volumen-Verhältnis ändert sich mit dem Wachstum zugunsten des Volumens. Zwischen der 3. und 4. Lebenswoche beginnt das Fellwachstum, und nach 6–8 Wochen ist das Junge völlig behaart. Vergleicht man die Unterschiede im Sauerstoffverbrauch bei 25° C und bei 20° C UT, so zeigt sich eine Verringerung von der 4. Lebenswoche an. Die Differenz zwischen 25° C und 30° C UT wird dagegen erst nach der 16. bzw. 12. Woche sehr klein. Beides deutet auf eine Ausdehnung der thermischen Neutralzone in Richtung auf niedere Temperaturen hin. Der durchschnittliche Adultstoffwechsel im Bereich der TNZ (0,77 ml $O_2/g \cdot h$) wird von den Zwillingen nach 26 Lebenswochen, von den Einzeljungen schon zwischen der 19. und 20. Woche erreicht.

Die jungen Galagos zeigen bis zum Alter von ca. 20 Tagen noch keinerlei thermoregulatorisches Verhalten. Erst von der 3.–4. Lebenswoche an beginnen sie, ihre Körperhaltung entsprechend der Umgebungstemperatur zu verändern, und ab der 12. Woche ist das temperaturregulatorische Verhalten nicht mehr von dem der Erwachsenen zu unterscheiden. Dies entspricht der Entwicklungsstufe, in der die Galagomutter aufhört, das Junge zu säugen (Lowther 1940).

Berücksichtigt man nur die in völliger Ruhe gemessenen minimalen Stoffwechselwerte bei 30° C UT, so zeigt sich ein stetiger Abfall schon vom 5. Lebenstag an (2,4 ml $O_2/g \cdot h$) bis zum 140. Tag (0,6 ml $O_2/g \cdot h$). In Abb. 11 sind diese Werte mit den nach Kleiber (1961) errechneten gewichtsspezifischen Erwartungswerten für den Sauerstoffverbrauch verglichen. Die minimalen Stoffwechselwerte liegen danach bis zur 9. (bei Einzeljungen) bzw. 11.–12. (bei Zwillingen) Lebenswoche noch oberhalb der durch die Formel gegebenen Geraden. Zwischen der 10. und 12. Woche wird die Gerade erreicht und sogar unterschritten, bis sich schließlich das Niveau der adulten Tiere einstellt.

Körpertemperatur der jungen Galagos bei Kältebelastung

Trotz der intensiven Steigerung der Wärmebildung gelingt es den relativ großen neugeborenen Galagos (Körpergewicht der Neugeborenen : Adultgewicht = 1 : 12) in den ersten Lebenstagen nicht, die Wärmeverluste bei Umgebungstemperaturen von 25 und 15° C zu decken. Unmittelbar nach Entnahme aus dem Schlafkasten beträgt die Rektaltemperatur der Neugeborenen 33,4–35,4° C. Schon in 5 Minuten sinkt ihre KT auf 32° C ab (UT 25° C). In Abb. 12 ist die Auswirkung einer 30minütigen Kälteexposition (UT 15° C) auf die Rektaltemperatur der jungen Galagos in Beziehung zum Alter dargestellt. Auffallend ist der starke Temperaturrückgang bei den Zwillingen (A + B) am 0. Lebenstag. Die maximale Temperaturdifferenz betrug hier 8° C bzw. 5,5° C beim Einzeljungen (C). Bis zum Ende der 2. Lebenswoche verringert sich die Differenz. Im Alter von etwa 4 Wochen sind die Jungen

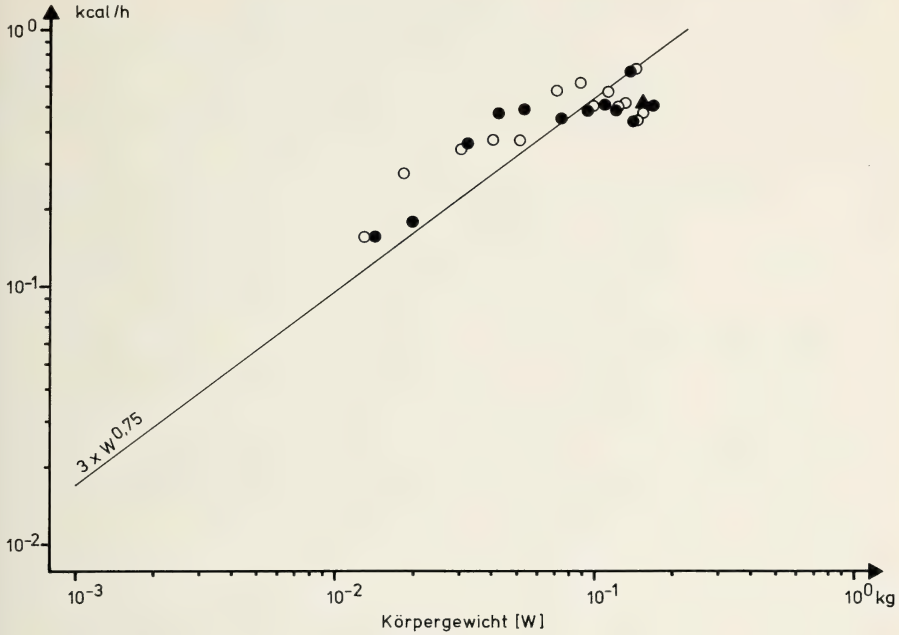


Abb. 11: Minimale Wärmeproduktion bei 30° C UT im Verlauf der postnatalen Entwicklung im Vergleich zu dem auf der Geraden liegenden Erwartungswert (Kleiber 1961). Eingetragen sind die Mittelwerte für Zwillinge (○) und Einzeljunge (●) (je 2 Tiere). ▲ = Adultwert.

in der Lage, ihre Körpertemperatur auch bei Kälte konstant zu halten und sogar zu erhöhen. Das Einzeljunge kann auf Grund seines schnelleren Wachstums etwa 1 Woche früher seine KT bei 15° C UT konstant halten. Die Beobachtungen ergaben, daß Mutter und Kind ca. 3 Wochen lang eine thermoregulatorische Einheit bilden; nur bei Nacht verläßt die Mutter das Nest für kurze Zeit zur Nahrungsaufnahme.

Diskussion

Die Versuche haben gezeigt, daß die Galagos ihre Körpertemperatur in viel höherem Grade konstant halten als die Gruppe der Loris (Müller 1975, 1977, 1979). Ein Vergleich der Körpertemperaturen bei Galagidae und Lorisidae (Tab. 3) zeigt, daß die Galagos nicht nur eine höhere KT als die Loris haben, auch die Variation der KT ist bei ihnen geringer. Bei den Loris wird sie von der UT stark beeinflußt. Im Zusammenhang mit der Höhe der KT steht in beiden Familien sicherlich das Bewegungsverhalten: Lorisiden führen ihre Bewegungen langsam und bedächtig aus. Dagegen stehen die blitz-

Tabelle 3: Die Körpertemperaturen der Galagidae und Lorisidae.

Art	Meßwert	Rektaltemperatur (°C)		Schwankung (°C)	Zitat
		Tag	Nacht		
Galagidae: *G. s. senegalensis*	Mittel	36,0 ± 0,4	37,7 ± 0,2	1,7	vorliegende Arbeit
G. s. moholi	Mittel	36,8 ± 0,5	37,9 ± 0,4	1,1	vorliegende Arbeit
G. demidovii	Mittel	37,2 ± 0,3	37,8 ± 0,3	0,6	vorliegende Arbeit
G. senegalensis	extrem Mittel	36,2 —	38,2 37,1	2,0 —	Eisentraut 1961
G. crassicaudatus	Mittel	—	38,4 ± 0,1	—	Hiley 1976
G. crassicaudatus	Mittel	36,6 ± 0,5	37,7 ± 0,3	1,1	Müller & Jaschke 1980
Lorisidae: *Loris tardigradus*	normal extrem	34,5 32,7 – 35,9	35,8 35,4 – 36,6	1,3 3,9	Eisentraut 1961
Nycticebus coucang	extrem	28,4	36,6	8,2	Eisentraut 1961
Nycticebus coucang	normal extrem	35,1 30,7	36,5 36,8	1,4 6,1	Müller 1975, 1977
Nycticebus coucang	Mittel	—	34,8	—	Whittow et al. 1977
Perodicticus potto	Mittel extrem	— 32,2	33,7 35,2	— 3,0	Eisentraut 1961
Perodicticus potto	extrem	35,2 – 37,8	—	2,6	Hildwein 1975

schnellen Reaktionen der Galagos, die ihren Sprung auch aus der Ruhestellung heraus ausführen.

Der unter Laborbedingungen ermittelte Tagesverlauf der lokomotorischen Aktivität entspricht den von Sauer & Sauer (1963) im Freiland gemachten Beobachtungen. Danach suchen die Buschbabies in Südwestafrika ihre Schlafnester, die sie vorwiegend in dornigen Akazien und in Affenbrotbäumen anlegen (Sauer 1974), kurz vor der Morgendämmerung wieder auf. Der ermittelte Verlauf der Körpertemperatur dürfte somit auch unter natürlichen Bedingungen ausgeprägt sein.

In allen Versuchen, in denen die Galagos verschiedenen Temperaturbelastungen ausgesetzt wurden, zeigte sich ein hoher Grad an Homoiothermie.

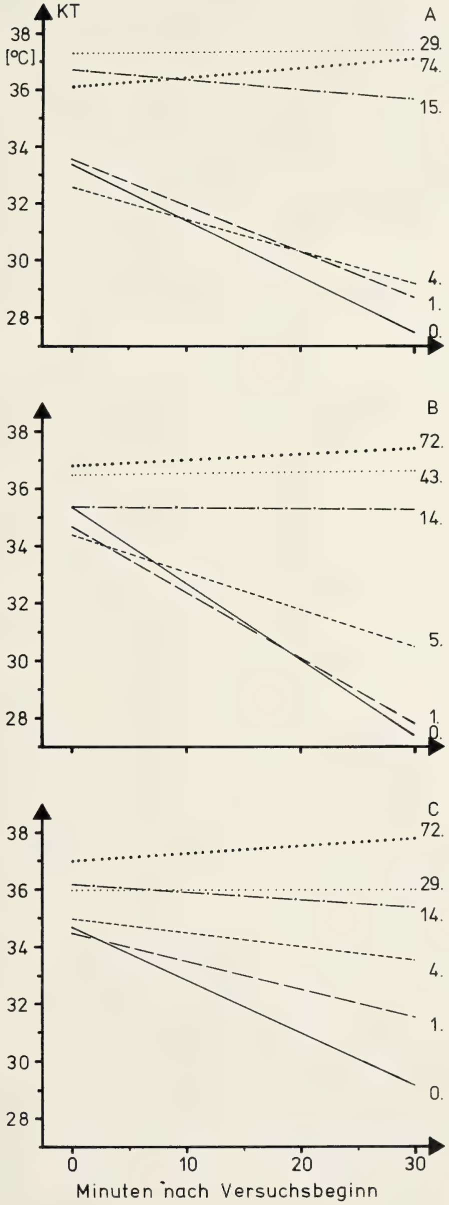


Abb. 12: Temperaturrückgang bei 3 jungen Moholigalagos nach Kälteexposition (30 Minuten bei 15° C UT) in Abhängigkeit vom Alter (Zahlen an den Kurven = Lebenstag). A und B: Zwillinge (Nr. 10 und 11), C: Einzeljunges (Nr. 12).

Kälteeinwirkung (bis 5° C UT) über 12 Stunden führte noch zu keiner wesentlichen Veränderung der KT. Torpor, wie er bei verschiedenen Makis bekannt ist (Weidholz 1932, Chevillard 1976), habe ich bei den Galagos niemals beobachtet. Die Aktionsbereitschaft der Buschbabies bleibt auch bei 5° C UT noch voll erhalten. Während hierbei die Rektaltemperatur nur geringfügig schwankt (0,2–0,4° C Ruhetemperatur), sinken die Oberflächentemperaturen vor allem der Extremitäten, der großen Ohrmuscheln und auch des Schwanzes beträchtlich ab (Tab. 4). Die exponierten Organe (Extremitäten, Schwanz) und die nackten Oberflächen (Ohrmuscheln, Nase) besitzen gegenüber der UT nur noch ein geringes Temperaturgefälle; die Oberfläche des mit einem dichten Haarkleid bedeckten Rumpfes bleibt dagegen gleichmäßig warm.

Tabelle 4: KT an verschiedenen Körperstellen nach Kältebelastung (12 Stunden bei 5°C UT) bei 1 Senegal- und 3 Moholigalagos. Eingetragen sind die Mittelwerte aus 4 Versuchen je Tier.

	KT rektal	Nase	Ohr Mitte	Rücken Mitte	Bauch Mitte	Handfläche	Fußfläche	Schwanzwurzel
Senegalgalago	37,2	21,8	32,6	36,9	36,4	26,4	24,9	20,9
Moholigalago	36,7	21,8	31,6	36,2	36,2	24,9	27,5	22,8

Eine wichtige Rolle bei der Regulation der KT spielen auch spezifische Verhaltensweisen: Unter kühlen Umgebungsbedingungen nehmen die Tiere nicht nur eine „Kugelstellung" ein, sondern legen sich in ihren Schlafhäuschen, wie unter Freilandbedingungen (Sauer & Sauer 1963), in Gruppen eng zusammen. Dieses Verhalten zeigen auch die Zwerggalagos. Das dicke Fell stellt wie bei den Loris einen wirksamen Schutz gegen Auskühlung dar.

Gegenüber Hitzebelastungen reagieren Galagos ebenfalls mit typischen Körperhaltungen: Sie strecken sich auch in der Ruhelage soweit als möglich und schaffen dadurch optimale Bedingungen für die Wärmeabgabe. Ihre Schweißdrüsen sind wahrscheinlich funktionslos (Yasuda 1961); auch nach Infrarotbestrahlung ist keine Schweißabsonderung zu bemerken (Hiley 1976). Galagos müssen deshalb bei hohen Umgebungstemperaturen überschüssige Körperwärme vor allem evaporativ über die Atemwege abführen.

Nach Untersuchungen an zahlreichen tropischen Säugetieren und Vögeln stellten Hildwein & Goffart (1975) die Frage nach einer adaptiven Senkung des Energiestoffwechsels in der Tropenzone. Dies steht im Gegensatz zu der Auffassung, wonach der Minimalstoffwechsel der Homoiothermen

Tabelle 5: Basalstoffwechsel (Minimalstoffwechsel), thermische Neutralzone und Stoffwechsel-Differenz gegenüber dem gewichtsspezifischen Erwartungswert bei Galagidae und Lorisidae.

Art	Gewicht (g)	Ruhestoffwechsel (kcal/h)	TNZ bzw. Meßtemperatur (°C)	Differenz zum Erwartungswert*) (%)	Zitat
Galagidae: *G. s. senegalensis*	275	0,93	28–34	− 18	vorliegende Arbeit
G. s. moholi	156	0,57	28–35	− 24	vorliegende Arbeit
G. demidovii	68	0,30	30–35	− 26	vorliegende Arbeit
G. demidovii	68	0,76	30	+ 40	Hildwein 1972
G. demidovii	68	0,30	30	− 26	Hildwein 1972
G. demidovii	47	0,22	31	− 29	Hildwein 1972
G. crassicaudatus	900–1020	1,97	25–31	− 29	Müller & Jaksche 1980
Euoticus elegantulus	270	0,87	30	− 23	Hildwein 1972
Euoticus elegantulus	253	1,20	28	+ 11	Hildwein 1972
Lorisidae: *Nycticebus coucang*	1300	1,43–1,52	26–33	− 60	Müller 1975, 1977
Nycticebus coucang	427–786	0,73	31–37	− 65	Whittow et al. 1977
Perodicticus potto	1020	1,73	25–29	− 43	Hildwein & Goffart 1975
Perodicticus potto	830	1,31	27	− 50	Hildwein 1972
Perodicticus potto	1088	1,62	30	− 49	Hildwein 1972
Arctocebus calabarensis	215	0,83	28	− 22	Hildwein 1972
Arctocebus calabarensis	197	0,69	30	− 42	Hildwein 1972

*) Erwartungswert nach der Formel: $3 \times W^{0,75}$ kcal/h (Kleiber 1961).

allein eine gewichtsspezifische Relation besitzt (Scholander et al. 1950). Inzwischen gibt es jedoch eine Reihe von Ausnahmen in verschiedenen Säugetierordnungen (Faultiere, Schuppentiere, *Procavia*, Carnivora, Prosimiae).

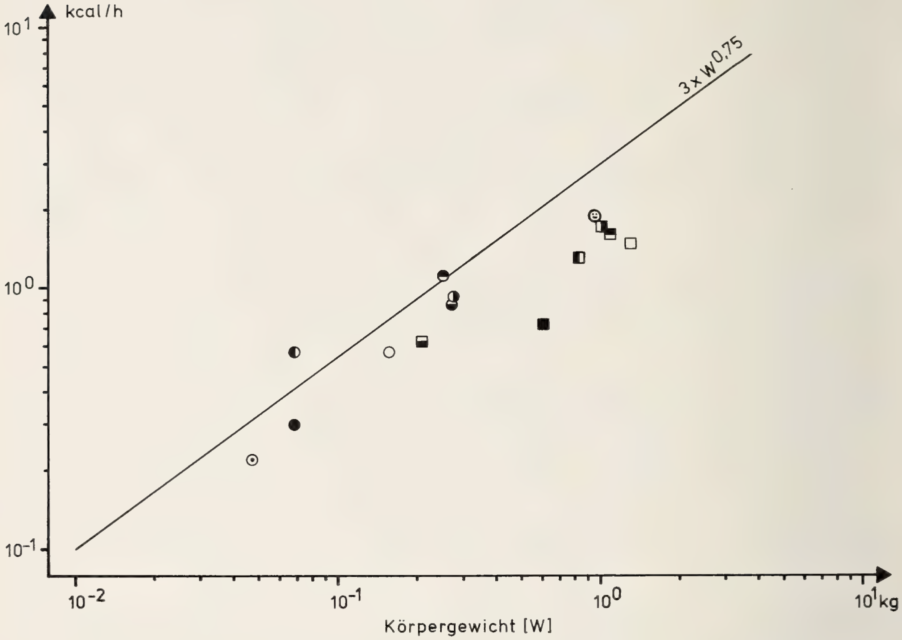


Abb. 13: Der minimale Ruhestoffwechsel verschiedener Prosimiae im Vergleich zum Erwartungswert (Kleiber 1961: 3 × $W^{0,75}$ kcal/h).

	Galagidae:	
◑	*G. s. senegalensis*	(vorliegende Arbeit)
○	*G. s. moholi*	(vorliegende Arbeit)
●	*G. demidovii*	(vorliegende Arbeit) (Hildwein 1972)
◐	*G. demidovii*	(Hildwein 1972)
⊙	*G. demidovii*	(Hildwein 1972)
◒	*Euoticus elegantulus*	(Hildwein 1972)
◓	*Euoticus elegantulus*	(Hildwein 1972)
☺	*G. crassicaudatus*	(Müller & Jaksche 1980)
	Lorisidae:	
□	*Nycticebus coucang*	(Müller 1975, 1977)
■	*Nycticebus coucang*	(Whittow et al. 1977)
◨	*Perodicticus potto*	(Hildwein & Goffart 1975)
◧	*Perodicticus potto*	(Hildwein 1972)
⬒	*Perodicticus potto*	(Hildwein 1972)
⬓	*Arctocebus calabarensis*	(Hildwein 1972)

Nach den bisher vorliegenden Daten (Tab. 5) gilt bei allen Vertretern der Lorisidae eine erhebliche Stoffwechselreduktion als sicher. Bei den Plumploris liegt vermutlich der niedrigste Stoffwechsel unter allen homoiothermen Säugetieren mit nur 40 % des Erwartungswertes vor (Müller 1975, 1977, 1979; Whittow et al. 1977). Demgegenüber liegen die entsprechenden Werte der Galagos in einer Größenordnung von 70–80 % der Erwartungswerte. Die von Hildwein (1972) als Ausnahmen angeführten erhöhten Stoffwechselraten könnten auf eine Erregung der Versuchstiere zurückzuführen sein. Die von Perret (1978) festgestellte Erhöhung des Basalstoffwechsels von *G. demidovii* um 17,5 % gegenüber dem Erwartungswert wurde bei Umgebungstemperaturen von 25–26° C ermittelt. Die vorliegenden Untersuchungen ergaben jedoch eine TNZ von 28–35° C, so daß die erhöhten Werte bereits eine Stoffwechselreaktion und nicht mehr den Basalstoffwechsel darstellen. Die durchschnittliche Stoffwechselerniedrigung beträgt bei den Galagos somit 20–30 %. Der energetische Vorteil einer solchen Stoffwechselreduktion in der Ruhephase (in Verbindung mit einem dicken Fell und möglicherweise mit erniedrigter KT) liegt auf der Hand. Eine ganze Reihe tropischer Säugetiere verfolgt diese Strategie (Müller 1975, 1977, 1979, Müller & Kulzer 1978, Müller & Jaksche 1980, Chevillard-Hugot et al. 1980). Im Gegensatz zu den Loris ist für die Galagos, die stets in der Lage sind, rasche Bewegungen auszuführen, sei es zur Flucht oder zum Fang schneller Beute, eine Stoffwechselreduktion in der Größenordnung von 50 % undenkbar. Galagos und Loris sind unter diesem physiologischen Gesichtspunkt klar verschieden. Dies gilt auch für den hauptsächlich in den tropischen Wäldern lebenden Zwerggalago.

Eisentraut (1961) hat allein aus den Messungen der Körpertemperatur bei Galagos und Loris den Schluß gezogen, daß es hier zwei von der Evolution her verschiedene Grade an Homoiothermie gibt: Er bezeichnete Pottos, Plump- und Schlankloris als „niedere" Warmblüter mit einer noch unvollkommenen Temperaturregulation, die Galagos dagegen als „höhere" Warmblüter mit guter Temperaturregulation. Daß es sich um zwei in ihrem Wärmehaushalt abgrenzbare Gruppen handelt, läßt sich auch an Hand der Stoffwechselmessungen und deren Relation zu den Erwartungswerten belegen. Die Unterschiede innerhalb der untersuchten Galagidae sind dabei so gering, daß noch keine speziellen Anpassungen an die bewohnten Biotope zu erkennen sind.

Ein Hinweis auf die evolutive Position der beiden Familien war vom Standpunkt ihres Wärmehaushaltes eventuell in der postnatalen Entwicklung der Temperaturregulation zu erwarten. Neugeborene Galagos entsprechen mit ihrem Körpergewicht etwa 8–9 % des Adultgewichts. Beim Plumplori beträgt diese Relation etwa 3 % (Müller 1977). Neugeborene Galagos reagieren auf niedere Umgebungstemperaturen (15–25° C) bereits mit einer intensiven Steigerung des Sauerstoffverbrauchs, die aber noch nicht ausreicht, um die Körpertemperatur konstant zu halten. Ihre thermische Isolation ist noch sehr gering, ein thermoregulatorisches Verhalten fehlt. Erst im Verlauf von 4 Wochen bleibt die KT unter den gegebenen Bedingungen stabil (Dobler 1976, 1978). Ein Vergleich mit einem neugeborenen Plumplori ist möglich (Müller 1977). Bei beiden Arten konnten die Neugeborenen den O_2-Verbrauch bereits um 30 % erhöhen. Das bedeutet, daß beide Arten schon am Tag ihrer Geburt über die homiotherme Stoffwechselreaktion verfügen. Den kennzeichnenden Unterschied zeigen erst die adulten Tiere: Während die Loris auf niedere Umgebungstemperaturen mit einer starken Auskühlung der Körperschale reagieren können (Müller 1979), halten Galagos Körperkern und -schale auf annähernd gleichem Temperaturniveau. Dieser Unterschied steht sicherlich im Zusammenhang mit dem unterschiedlichen Basalstoffwechsel in den beiden Familien.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. E. Kulzer danke ich für die Überlassung des Themas, für sein Interesse an der Arbeit und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Für zahlreiche Hilfen danke ich Dr. H. Weigold, Dr. E. Müller und W. Pysik.

Zusammenfassung

Galagos zeigen einen ausgeprägten Tagesgang der Körpertemperatur. Die Rektaltemperatur eines Senegalgalagos beträgt während der Ruhephase am Tag 36,0 ± 0,4° C, bei Moholigalagos 36,8 ± 0,5 und bei Zwerggalagos 37,2 ± 0,3° C. Während der Aktivitätsphase steigt sie entsprechend auf 37,7 ± 0,2, 37,9 ± 0,4 und 37,8 ± 0,3° C. Die Schwankungsbreite ist bei allen Galagos im Vergleich zu den Lorisidae gering. Die thermische Neutralzone des Senegalgalago reicht von 28 bis 34° C (0,72 ml $O_2/g \cdot h$), des Moholi-Galago von 28 bis 35° C (0,77 ml $O_2/g \cdot h$) und des Zwerggalago von 30 bis 35° C (0,93 ml $O_2/g \cdot h$). Die ermittelten Basalstoffwechselraten liegen 18, 24 und 26 % unter den gewichtsspezifischen Erwartungswerten. Der Sauerstoffverbrauch steigt bei fallender UT beim Senegalgalago um 0,04, beim Moholigalago um 0,05 und beim Zwerggalago um 0,065 ml $O_2/g \cdot h \cdot {}^\circ C$. Die Anstiegsraten betragen 66 %, 63 % und 54 % der gewichtsspezifischen Erwartungswerte. Langfristige Temperaturanpassung an 20 und 30° C wirkt sich auf die mittlere KT, den Tagesgang der Körpertemperatur und den Sauerstoffverbrauch nur geringfügig aus. Das thermoregulatorische Verhalten ist ausgeprägt. Neugeborene Moholigalagos sind in den ersten 4 Lebenswochen nicht in der Lage, ihre KT konstant zu halten. Trotz Steigerung der Wärmeproduktion fällt ihre Körpertemperatur am Tag der Geburt bei 15° C UT innerhalb von 30 Minuten um 5,5–8° C ab. Schon vom Tag der Geburt an gibt es eine ausgeprägte homoiotherme Stoffwechselreaktion. Einzeljunge erreichen den mittleren Adultstoffwechsel in der 19.–20. Lebenswoche, Zwillinge in der 24.–26. Woche. Bis zum Alter von 3–4 Wochen zeigen Galagojunge keinerlei thermoregulatorisches Verhalten. Bis zur 12. Lebenswoche sind alle temperaturregulatorischen Verhaltensweisen ausgeprägt. Galagos erreichen innerhalb der Loriverwandtschaft den höchsten Grad an Homoiothermie.

Summary

Temperature regulation and oxygen consumption in Senegal- and Demidoff's Bushbabies *Galago senegalensis, G. (Galagoides) demidovii*

Temperature regulation was studied in *Galago senegalensis* and *G. demodovii.* The bush babies showed distinct nycthemeral variations in their rectal temperature. The thermo-neutral zone of *G. s. senegalensis* extends from about 28 to 34° C, that of *G. s. moholi* from 28 to 35° C and that of *G. demidovii* from 30 to 35 °C. The mean basal metabolic rates of *G. s. senegalensis* (0,72 ml $O_2/g \cdot h$), *G. s. moholi* (0,77 ml $O_2/g \cdot h$) and *G. demidovii* (0,93 ml $O_2/g \cdot h$) were found to be 18, 24 and 26 % below the expected mass-specific values (Kleiber 1961). The minimal thermal conductances are only 54–66 % of the expected mass-specific values. Cooling and overheating is prevented by distinct and effective thermoregulatory behaviour. In spite of the intense increase of heat production in the first days of life, the large newborn lesser bush babies (8–9 % of adult body mass) are unable to compensate the heat loss at low ambient temperatures (15° C): as a consequence body temperature decreases. The metabolic reaction of newborn Galagos to ambient temperatures from 20 to 15° C is clearly developed. The temperature-regulating system already operates completely but with insufficient capacity. Within the Lorisiformes the Galagos attain the highest degree of homeothermy.

Literatur

Bearder, S. K. (1969): Territorial and intergroup behaviour of the lesser bushbaby, *Galago senegalensis moholi* (A. Smith), in semi-natural conditions and in the field. — Unpublished M. Sc. thesis, Witwatersrand Univ.

— & G. A. Doyle (1974): Field and laboratory studies of social organization in bushbabies (*Galago senegalensis*). — J. human Evol. 3: 37–50.

Chevillard, M.-Ch. (1976): Capacités thermorégulatrices d'un Lémurien malgache, *Microcebus murinus* (Miller 1777). — Diss., Paris.

Chevillard-Hugot, M.-Ch., E. F. Müller & E. Kulzer (1980): Oxygen consumption, body temperature and heart rate in the Coati (*Nasua nasua*). — Comp. Biochem. Physiol. 65 A: 305–309.

Depocas, F., & J. S. Hart (1957): Use of the Pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption of animals in open-circuit systems and in a short-lag, closed-circuit apparatus. — J. appl. Physiol. 10: 388–392.

Dobler, H.-J. (1976): Development of thermoregulation in the newborn Lesser Bushbaby (*Galago senegalensis moholi,* Smith 1839). — Experientia 32: 194.

— (1978): Untersuchungen über die Temperatur- und Stoffwechselregulation von Galagos (Lorisiformes: Galagidae). — Diss. Univ. Tübingen.

Doyle, G. A. (1974): Behaviour of Prosimians. — In: Schrier, A. M., & F. Stollnitz: Behaviour of nonhuman primates, Vol. 5. Academic Press, New York & London.

—, A. Andersson & S. K. Bearder (1971): Reproduction in the lesser bushbaby (*Galago senegalensis moholi*) under semi-natural conditions. — Folia primat. 14: 15–22.

Eibl-Eibesfeld, I. (1953): Eine besondere Form des Duftmarkierens beim Riesengalago *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812. — Säugetierkdl. Mitt. 1: 171–173.

Eisentraut, M. (1961): Beobachtungen über den Wärmehaushalt bei Halbaffen. — Biol. Zbl. 80: 319–325.

Herreid, C. F., & B. Kessel (1967): The thermal conductance in birds and mammals. — Comp. Biochem. Physiol. 21: 405–414.

Hildwein, G. (1972): Métabolisme énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale. — Arch. Sci. Physiol. 26: 379–400.

— & M. Goffart (1975): Standard metabolism and thermoregulation in a prosimian *Perodicticus potto*. — Comp. Biochem. Physiol. 50 A: 201–213.

Hiley, P. G. (1976): The thermoregulatory responses of the galago (*Galago crassicaudatus*), the baboon (*Papio cynocephalus*) and the chimpanzee (*Pan satyrus*) to heat stress. — J. Physiol. 254: 657–671.

Hill, W. C. O. (1953): Primates: Comparative anatomy and taxonomy. Vol. 1.: Strepsirhini. — Univ. Edingburgh Press.

Hoesch, W., & G. Niethammer (1940): Die Vogelwelt Deutsch-Südwest-Afrikas. — J. Orn. 88 (Sonderheft).

Ilse, D. R. (1955): Olfactory marking of territory in two young male loris, *Loris tardigradus lydekkerianus*, kept in captivity in Poona. — Brit. J. Anim. Behav. 3: 118–120.

Kleiber, M. (1961): The fire of life. — John Wiley and Sons, New York.

Lowther, F. d. L. (1940): A study of the activities of a pair of *Galago senegalensis moholi* in captivity, including the birth and postnatal development of twins. — Zoologica 25: 433–463.

Mc Nab, B. K. (1970): Body weight and energetics of temperature regulation. — J. exp. Biol. 53: 329–348.

Müller, E. F. (1975): Temperature regulation in the slow loris. — Naturwiss. 62: 140–141.

— (1977): Energiestoffwechsel, Temperaturregulation und Wasserhaushalt beim Plumplori (*Nycticebus coucang,* Boddaert 1785). — Diss. Univ. Tübingen.

— (1979): Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the Slow Loris (*Nycticebus coucang* Boddaert 1785). — Comp. Biochem. Physiol. 64 A: 109–119.

— & H. Jaksche (1980): Thermoregulation, oxygen consumption, heart rate and evaporative water loss in the thick-tailed bushbaby (*Galago crassicaudatus* Geoffroy, 1812). — Z. Säugetierkd. 45: 269–278.

— & E. Kulzer (1977): Body temperature and oxygen uptake in the Kinkajou (*Potos flavus,* Schreber), a nocturnal tropical carnivore. — Arch. internat. Physiol. Biochim. 86: 153–163.

Nolte, A. (1958): Beobachtungen über das Instinktverhalten von Kapuzineraffen (*Cebus apella* L.) in der Gefangenschaft. — Behaviour 12: 183–207.

Perret, M. (1978): Variations in oxygen consumption of Demidoff's Bushbaby (*Galago demidovii,* Lorisidae, Primates) in captivity. — J. comp. Physiol. 126: 241–248.

Sauer, E. G. F. (1974): Zur Biologie der Zwerg- und Riesengalagos. — Z. Kölner Zoo 17: 67–84.

— & E. M. Sauer (1963): The South-West African bushbaby of the *Galago senegalensis* group. — J. S. W. Afr. sci. Soc. Windhoek 16: 5–36.

Schmidt, U., & E. Seitz (1967): Waschen mit Harn zum Zweck der Thermoregulation bei Totenkopfaffen (*Saimiri sciureus* L.). — Anthrop. Anz. 30: 167–165.

Scholander, P. F., V. Walters, R. Hock & L. Irving (1950): Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. — Biol. Bull. 99: 225–236.

Weidholz, A. (1932): Bemerkungen zum Sommerschlaf der Zwerglemuren. — Zool. Garten NF 5: 282–285.

Weigold, H. (1973): Jugendentwicklung der Temperaturregulation bei der Mausohrfledermaus, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). — J. comp. Physiol. 85: 169–212.

Welker, C. (1973): Ethologische Bedeutung des Harnwaschens von *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes; Galagidae). — Folia primat. 20: 429–452.

— (1974): Verhaltensphysiologische Untersuchungen an *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes: Galagidae). — Diss. Univ. Gießen.

Whittow, G. C., C. A. Scammel, J. K. Manuel, D. Rand & M. Leong (1977): Temperature regulation in a hypometabolic primate, the slow loris (*Nycticebus coucang*). — Arch. intern. Physiol. Biochim. 85: 139–151.

Yasuda, K., T. Aoki & W. Montagna (1961): The skin of primates. IV. The skin of the lesser bushbaby (*Galago senegalensis*). — Amer. J. phys. Anthrop. 19: 23–33.

Anschrift des Verfassers: Dr. H.-J. Dobler, Abteilung Physiologische Ökologie am Institut für Biologie III (Lehrstuhl Zoophysiologie) der Universität, Auf der Morgenstelle 28, D 7400 Tübingen.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 1

Separation in the field of White-fronted and Grey-fronted Doves (*Leptotila verreauxi* and *Leptotila rufaxilla*)

by

J. INGELS, Destelbergen, Belgium

Introduction

Among neotropical pigeons and doves, *Leptotila* as a group, are easily identified. General habits and external appearance clearly separate this genus from other similar American Columbidae, such as pigeons (*Columba*), ground doves (*Columbigallina* = *Columbina*) and quail doves (*Geotrygon*), although *Leptotila* seem to be most closely related to this latter genus of neotropical doves.

Inter-specific relationships within this group of doves, has been up-dated and discussed by Goodwin (1977), who divided the genus into three subgroups: *L. verreauxi* and *L. megalura; L. rufaxilla, L. plumbeiceps, L. pallida, L. wellsi* and *L. jamaicensis; L. cassini, L. ochraceiventris* and *L. conoveri.* These 10 forms are now usually treated as full species on the present knowledge of their relationships, based upon call analyzations, ecology, breeding and general behaviour. Among the 10 species of the genus, external characters are very similar and colour differences are mostly subtle. Therefore, separation in the field of sympatric *Leptotila* doves is always difficult. Most *Leptotila* except both species under discussion, have a restricted distribution, although the genus is widespread in tropical America, from southern United States in North America throughout Central America and some Caribbean islands to eastern Argentina in South America. However, further information on distribution ranges and habitat are needed to establish the exact limits of possible super-species or to clarify sympatry or allopatry within the entire genus.

This paper presents keys to facilitate separation in the field of *L. verreauxi* and *L. rufaxilla.* Mistnetted doves are identified in the hand without any difficulty. With the keys, observations with 7 × 35 to 10 × 50 binoculars under optimal light conditions and at a reasonable distance, allow to identify correctly both species. Especially incubating or brooding doves make possible an ideal obervation of the most important external characters.

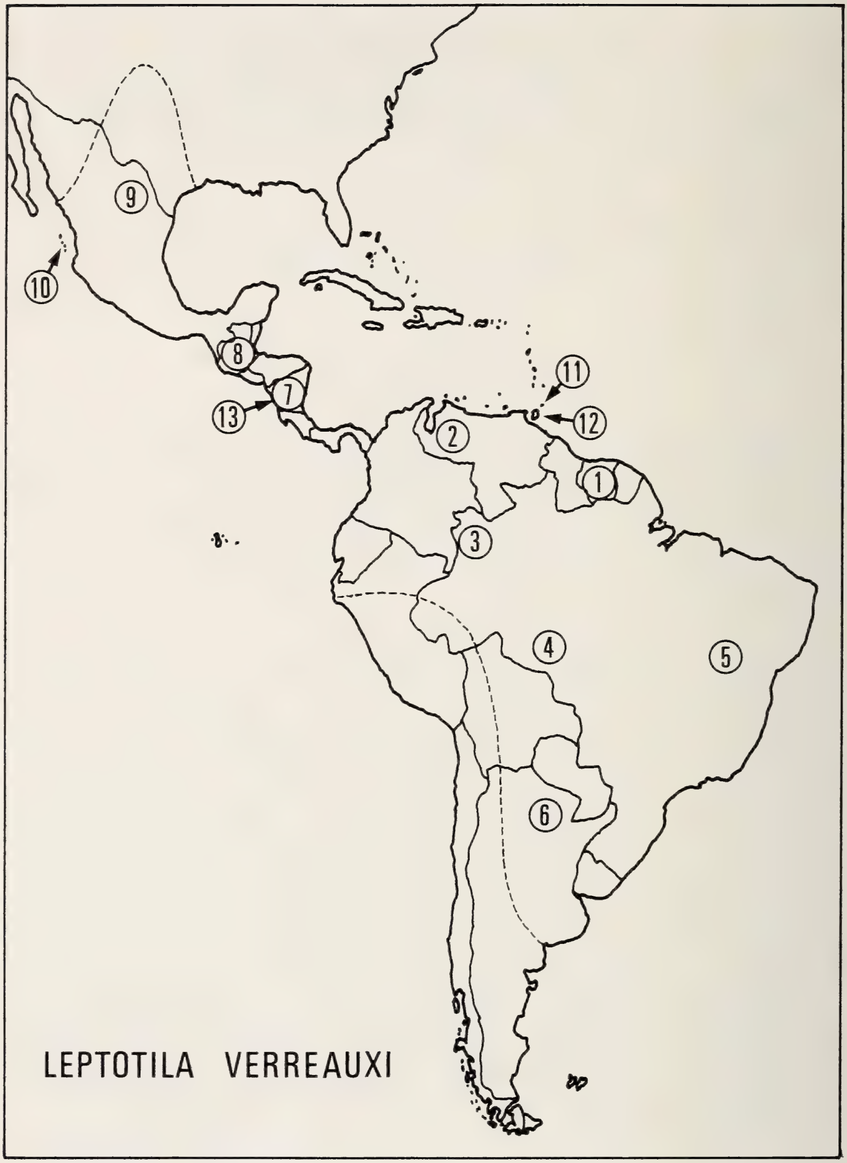


Fig. 1: Range of *Leptotila verreauxi* in North, Central and South America (---: northern and southern limits of distribution). Sub-species are: 1. *brasiliensis*, 2. *verreauxi*, 3. *decolor*, 4. *decipiens*, 5. *approximans*, 6. *chalcauchenia*, 7. *bangsi*, 8. *fulviventris*, 9. *angelica*, 10. *capitalis* (Tres Marias Islands), 11. *tobagensis* (Tobago), 12. *zapluta* (Trinidad), 13. *nuttingi* (western shore of Lake Nicaragua and Ometepe Island).

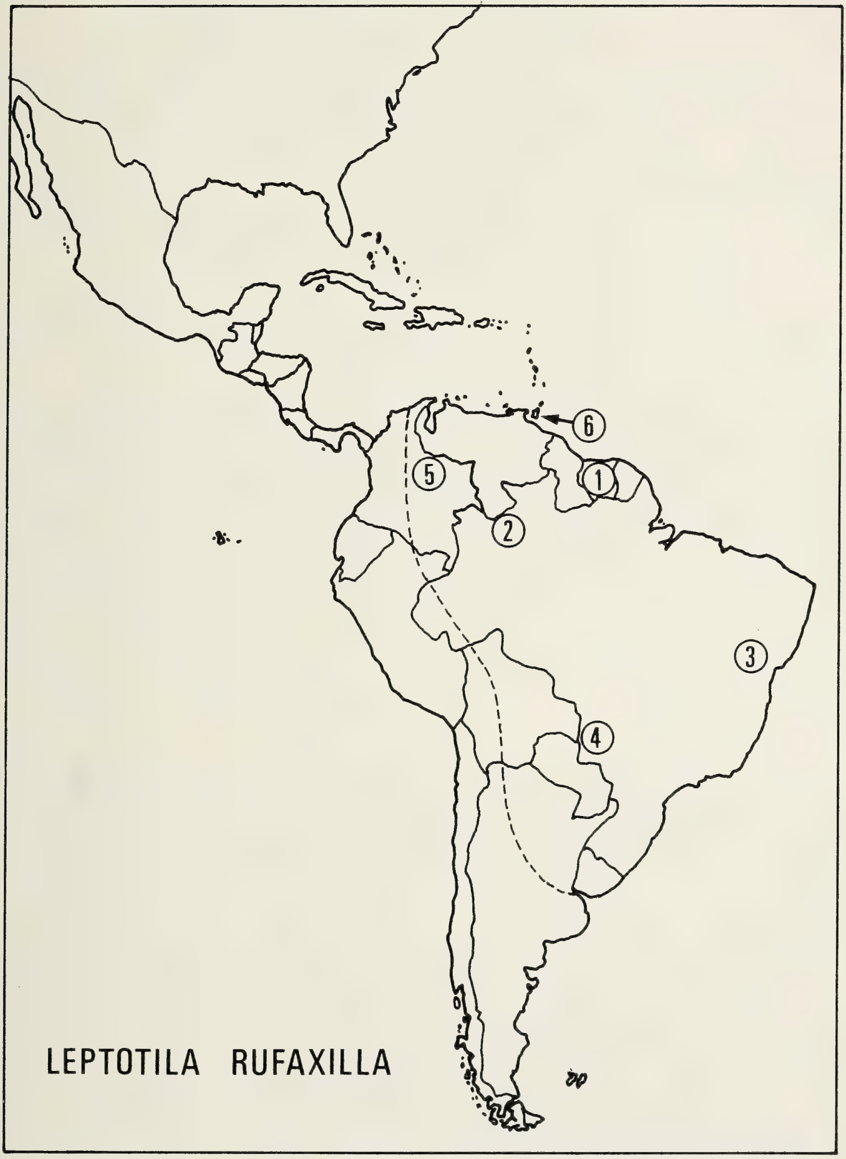


Fig. 2: Range of *Leptotila rufaxilla* in South America (---: western limit of distribution). Sub-species are: 1. *rufaxilla*, 2. *dubusi*, 3. *bahiae*, 4. *reichenbachii*, 5. *pallidipectus*, 6. *hellmayri* (Trinidad and Paria Peninsula, Venezuela).

White-fronted and Grey-fronted Doves

The White-fronted (or White-tipped) (*L. verreauxi*) and the Grey-fronted (*L. rufaxilla*) Doves belong to two different sub-groups (Goodwin 1977). *L. verreauxi* is found from southern United States in North America throughout Central America to southern Brazil, Uruguay and northern Argentina in South America (fig. 1); *L. rufaxilla* is found in South America, from eastern Colombia to the Guianas and north-eastern Brazil and south to south-eastern Brazil, Paraguay and eastern Argentina (fig. 2).

In the Amazon basin and adjacent areas of South America, they are generally sympatric. Both species are very similar in appearance and behaviour and thus are difficult to identify in the field.

L. verreauxi and *L. rufaxilla* are represented respectively by 13 and 6 distinct sub-species (Peters 1937) (fig. 1 and 2). In the Guianas and adjacent parts of Venezuela and Brazil, the species are represented by the sub-species *L. v. brasiliensis* and *L. r. rufaxilla* respectively. They are found in the Guianas and northern Brazil, south to the north bank of the lower Amazon River (*L. v. brasiliensis*) and eastern Venezuela in the lower Orinoco Valley, the Guianas and northern Brazil, south to the Rio Madeira and northern Maranhão (*L. r. rufaxilla*).

Methods

These notes are based on personal field experience with both *L. v. brasiliensis* and *L. r. rufaxilla* in French Guiana and Surinam, and on data of specimens of all sub-species in the British Museum (Natural History) (Tring, England) and the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (Leiden, Holland).

During three stays, totalling 11 weeks in the field (French Guiana, 24 August–4 September 1974; French Guiana and Surinam, 6 April–5 May 1979; Surinam, 30 March–28 April 1980), one or both *Leptotila* species depending upon the types of habitat visited, were observed several times a day.

In French Guiana, the coastal area along the Route Nationale n° 1, between St. Laurent and Cayenne, was visited. Habitats investigated include overgrown sand ridges, bushy savanna, primary lowland forest and disturbed areas e. g. secondary forest and cultivated land.

In Surinam, the coastal area between New Nickerie and Albina and the nature reserves Brownsberg and Voltzberg, were extensively visited. Habitats investigated include all types of coastal savannas, primary lowland forest, inland rainforest, and disturbed areas in all habitats mentioned e. g. secondary forest and agricultural regions.

The extensive material in the Tring collection allowed a critical comparison of sub-specific differences in colour pattern of both species. In the Leiden collection, recent specimens from Surinam were collected by F. Haverschmidt and G. F. Mees. Numerical data were obtained during field work or are taken from specimen labels in the Leiden collection.

Although hereafter, mainly differences between the two sub-species *L. v. brasiliensis* and *L. r. rufaxilla* are discussed, these differences are generalized to the specific level in a final section.

Results and discussion

Total body length of both *L. v. brasiliensis* and *L. r. rufaxilla* is approximately 27.5 cm. From data on wing length and weight, the former species seems slightly smaller and lighter than the latter. Wing lenghts range from 125 to 137 mm in *L. v. brasiliensis* ($N = 19$, $\bar{x} = 129$ mm, $s = \pm 1$ mm) and from 130 to 145 mm in *L. r. rufaxilla* ($N = 21$, $\bar{x} = 138$ mm, $s = \pm 2$ mm). Weight varies approximately between 119 and 144 g in *L. v. brasiliensis* ($N = 19$, $\bar{x} = 127$ g, $s = \pm 3$ g) and between 132 and 176 g in *L. r. rufaxilla* ($N = 21$, $\bar{x} = 153$ g, $s = \pm 3$ g).

Obviously, body weight and dimensions are of no significant help to identify both doves in the field.

Habitat

In the coastal area of French Guiana, *L. v. brasiliensis* is rather common, although not abundant. *L. r. rufaxilla* is found occasionally in larger patches of forest in wetter parts of the savanna (Ingels 1976).

In Surinam, both *L. v. brasiliensis* and *L. r. rufaxilla* are common in suitable habitat. The latter species, being more a forest bird, is found regularly in the interior, whereas the former is more common in the coastal region.

Leptotila doves are shy, both in French Guiana and Surinam. Being largely terrestrial, they are usually flushed prior to be seen. In general, good observation is possible for foraging and incubating or brooding doves only.

L. v. brasiliensis is found generally in semi-arid or arid regions, e. g. in bushy country and pastures, forest edges, open woodlands, wastelands, plantations, orchards and groves and thickets in cultivated areas, while *L. r. rufaxilla* is found almost solely in humid forest. Both species forage on the ground and are seen most often when walking and feeding on the ground or forest floor, alone or in pairs. Thereby they favour man-made paths and roads. Both perch freely in bushes or trees (*L. v. brasiliensis*) or in forest undergrowth and on branches of forest trees (*L. r. rufaxilla*), sometimes at a considerable height.

Normally, Grey-fronted Doves are more forest birds than White-fronted, which avoid the interior of heavy forest, although there is some overlapping where habitat differentiation is difficult or doubtful to make (Haverschmidt 1968, Ingels 1976). Thus an isolated population of *L. v. brasiliensis* was found on a large, almost flat granite outcrop surrounded by undisturbed primary rainforest, in the Voltzberg nature reserve in Surinam.

Although the type of habitat visited may be indicative of what *Leptotila* species can be expected, it forms an unreliable indication.

Colour pattern

The general colour pattern of both sub-species is very similar. There is no appreciable difference between the entire under parts and upper parts except for forehead, crown, nape and (hind)neck.

Forehead

The forehead is whitish pink to vinaceous in *L. v. brasiliensis* and greyish white to almost white in *L. r. rufaxilla.*

Crown

The crown is hazel to purplish brown in *L. v. brasiliensis* and bluish grey in *L. r. rufaxilla.*

Nape and (hind)neck

These parts are olive brown with a greenish purple sheen in *L. v. brasiliensis* and greyish brown without any sheen in *L. r. rufaxilla.*

Obviously, the predominant colour of the entire upper head is brownish in *L. v. brasiliensis* and greyish in *L. r. rufaxilla.*

Colours of soft parts are rather variable and often hard to describe. However, the colour of the bare orbital and loral skin will prove to be the most reliable and valuable external character to separate both *Leptotila* doves in the field.

Orbital and loral skin

These parts are blue to greyish blue in *L. v. brasiliensis* and red to dull red in *L. r. rufaxilla.* Although the colour intensity of the bare skin of lore and eye region varies in different specimens, these soft parts are clearly bluish in the White-fronted and reddish in the Grey-fronted Dove.

These colours are incorrectly shown and des[illegible] ate 9 and text of Haverschmidt (1968) where *L. r. rufaxilla* is mo[illegible] a bluish orbital and loral skin.

Bill

The bill is dark horn colour to black in both species.

Legs and feet

These soft parts are carmine to wine-red in both species.

Irides

The iris is orange in *L. v. brasiliensis* and yellow in *L. r. rufaxilla.* The iris colour is not always very evident, although normally the former species has somewhat darker irides than the latter.

From personal field experience and investigations of museum specimens, it is obvious that most external characters mentioned above are difficult to observe in the field or/and corresponding colour differences difficult to distinguish, and therefore rather unreliable. The colours of upper head and bare orbital and loral skin however, are the definite characters to identify both doves correctly.

Generalization to the specific level

In the following discussion I consider colour differences of forehead and upper head and the bare lore and eye region, as those characters only are useful in the field to separate *L. verreauxi* and *L. rufaxilla*.

Loral and orbital skin

These soft parts are described in field guides covering the neotropical region, to be from light blue to blue and greyish blue, and from dull red to red and dark red, for the different sub-species of *L. verreauxi* and *L. rufaxilla* respectively (Wetmore 1968, Land 1970, ffrench 1973, Peterson & Chalif 1973, Meyer de Schauensee & Phelps 1978).

Throughout the entire range of both species, there is little variation in colour of the bare lore and eye region, thereby proving once more to be the most useful external character to separate both species in the field.

Forehead and upper head

L. verreauxi

The ranges of the three sub-species *L. v. verreauxi*, *L. v. decolor* and *L. v. approximans* surround the distribution area of *L. v. brasiliensis* (fig. 1).

There is no obvious difference in head colour pattern between *L. v. verreauxi* and *L. v. brasiliensis*, although some specimens of the nominate form, have a less pinkish, slightly more whitish forehead. In *L. v. decolor* and *L. v. approximans*, the entire head colour pattern is paler, more greyish than in *L. v. brasiliensis*. These two sub-species clearly lack the warm pinkish to brownish cast of *L. v. brasiliensis* all-over the head.

The northern, i. e. Central and North American sub-species, *L. v. bangsi, L. v. fulviventris* and *L. v. angelica* (fig. 1) all have a paler, more whitish forehead than *L. v. brasiliensis*. They too lack the warm pinkish to brownish cast of *L. v. brasiliensis* on forehead and upper head. The entire head colour pattern becomes paler, more whitish, and the colour intensity is dullest in the most northerly sub-species.

A trend towards a less pinkish or brownish, more greyish head colour pattern already visible in *L. v. approximans* and *L. v. decolor*, perseveres in the southern sub-species *L. v. decipiens* and *L. v. chalcauchenia*. Both have a greyer head colour pattern than *L. v. brasiliensis* and the northern sub-species.

To conclude, all other sub-species of *L. verreauxi* except perhaps the nominate form *L. v. verreauxi*, have a paler, less warmly pinkish brown head colour pattern than *L. v. brasiliensis*. Northern sub-species have a more whitish whereas southern sub-species have a more greyish head colour pattern, closer to although still separable from *L. rufaxilla*.

L. rufaxilla

The northern sub-species *L. r. dubusi* (fig. 2) has a less greyish forehead than the nominate form *L. r. rufaxilla*. The southern sub-species *L. r. bahiae* and *L. r. reichenbachii* (fig. 2) have a similar head colour pattern as *L. r. rufaxilla* although some specimens have a less intensive greyish forehead. The neck colour in both northern and southern sub-species, is more brownish, less greyish than in *L. r. rufaxilla*.

To conclude, all other sub-species have a more whitish, less greyish forehead and a more brownish, less greyish neck than *L. r. rufaxilla*.

In the southern part of their ranges, the head colour pattern of the sub-species of both White-fronted and Grey-fronted Doves resemble most each other. In the Guianas and adjacent areas, the greatest difference in head colour pattern of both species is observed. They are easiest to separate in the field in this part of their distribution area.

Conclusion

Although the normal habitat where White-fronted and Grey-fronted Doves are found, may be an indication what species can be expected in a given area, these sympatric *Leptotila* species are in general difficult to separate in the field.

In flight, both doves are impossible to identify properly. Mistnetted specimens and those observed at close quarters e. g. on the nest or while foraging, are easily separated by two external characters: the colour of the bare loral and orbital skin and the upper head colour pattern.

The bare lore and eye region is bluish in *L. verreauxi* and reddish in *L. rufaxilla*, and the upper head is pinkish brown in *L. verreauxi* and whitish grey in *L. rufaxilla*. These colour differences hold for all sub-species of both doves throughout the entire distribution range.

Personal experience with both doves during field work in French Guiana and Surinam, proves that the two colour differences described above, are decisive in identifying White-fronted and Grey-fronted Doves in the field.

Acknowledgments

I thank Mr. D. Goodwin (British Museum, Natural History, England) for his comments on an earlier draft of this paper. I am also greatly indebted to Ms. B. Thomas (Venezuela), Dr. G. F. Mees (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Holland), Dr. A. L. Spaans (Research Institute for Nature Management, Arnhem, Holland), Mr. I. C. J. Galbraith (British Museum, Natural History, Tring, England) and Dr. K.-L. Schuchmann (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, West Germany) for their help in various ways in preparing and completing this paper. During my fieldwork in Surinam in 1980, I enjoyed companionship of Dr. J. H. Ribot (University of Surinam, Paramaribo, Surinam) and Dr. P. W. Trail (Cornell University, New York, U.S.A.). I finally thank the staff of Stinasu (Foundation for Nature Preservation in Surinam), especially Dr. J. P. Schultz, Mr. H. A. Reichart, Ir. B. de Jong and Mr. S. van der Putt, for their cooperation and hospitality during my fieldwork in Surinam.

Summary

White-fronted (*Leptotila verreauxi*) and Grey-fronted (*Leptotila rufaxilla*) Doves are generally sympatric in the South American part of their distribution range. Both species have a very similar appearance and behaviour and are difficult to separate in the field.

From personal field experience with both doves in French Guiana und Surinam, and from investigations of specimens in the British Museum (Natural History) (Tring, England) and the Rijksmuseum von Natuurlijke Historie (Leiden, Holland), I conclude that two external characters i. e. the colour of the bare loral and orbital skin

and the colour pattern of the upper head, are decisive in separating White-fronted and Grey-fronted Doves in the field.

The bare lore and eye region is bluish in *L. verreauxi* and reddish in *L. rufaxilla*, and the upper head is pinkish brown in *L. verreauxi* and whitish grey in *L. rufaxilla*. These colour differences hold for all sub-species throughout the entire distribution range of both species.

Zusammenfassung

Die Blauringtaube (*Leptotila verreauxi*) und die Rotachseltaube (*Leptotila rufaxilla*) leben sympatrisch in ihrem südamerikanischen Verbreitungsgebiet. Im Habitus und im Verhalten entsprechen sich beide Arten und sind folglich nur schwer feldornithologisch zu unterscheiden.

Untersuchungen, sowohl im Freiland (Guiana und Surinam), als auch an Museumsbälgen, zeigen, daß beide Arten anhand ihrer Hautfärbung der Zügel- und Augenregion unterschieden werden können. Diese Körperpartie ist bei *L. verreauxi* bläulich und bei *L. rufaxilla* rötlich. Ferner ist der Oberkopf von *L. verreauxi* rotbraun und der von *L. rufaxilla* grau-weiß. Diese Farbunterschiede können bei allen bisher bekannten Subspezies beider Arten beobachtet werden.

References

ffrench, R. (1973): A guide to the birds of Trinidad and Tobago. — Livingston Publishing Cy, Wynnewood.

Goodwin, D. (1977): Pigeons and doves of the world. — Cornell University Press, New York.

Haverschmidt, F. (1968): Birds of Surinam. – Oliver & Boyd, Edinburgh.

Ingels, J. (1976): On occurrence and nesting of the doves *Leptotila verreauxi* and *rufaxilla* near Kourou, French Guiana. — Gerfaut 66: 127–129.

Land, H. C. (1970): Birds of Guatemala. — Livingston Publishing Cy, Wynnewood.

Meyer de Schauensee, R., & W. H. Phelps Jr. (1978): A guide to the birds of Venezuela. — Princeton University Press, Princeton.

Peters, J. L. (1937): Checklist of birds of the world, vol. III. — Harvard University Press, Cambridge (U. S. A.).

Peterson, R. T., & E. L. Chalif (1973): A guide to Mexican birds. — Houghton Mifflin Cy, Boston.

Wetmore, A. (1968): The birds of the Republic of Panama, part 2. — Smithsonian Institution Press, Washington.

Author's address: Dr. Johan Ingels, Galgenberglaan 9, B-9120 Destelbergen, Belgium.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 1

Brachygalaxias gothei n.sp. (Pisces: Galaxiidae) aus Chile

von

KLAUS BUSSE

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Auf einer Reise nach Chile wurde im November 1981 in einem Graben in der Nähe der Stadt Talca auf dem Fundo Porvenir ein Galaxiide gefunden, dessen auffälligstes Merkmal ein roter Längsstreifen an der Körperseite ist. Die ähnlichste bisher bekannte Art, *Brachygalaxias bullocki* (Regan 1908), hat dieses Merkmal nicht. Da aber Regan (op. cit.) von einem „broad orange longitudinal band along the lower half of the side" spricht, gab dies einige Verwirrung. Mc Dowall 1970 hält diese Angabe von Regan und von Scott (1966) für ungenau. Verbal paßt sie aber auf das jüngst entdeckte Material, was Zweifel an der Artidentität der heute als *B. bullocki* bekannten Art aufkommen ließ. Die Prüfung des Typenmaterials von Regan beweist jedoch, daß die bisher als *B. bullocki* bekannte Art tatsächlich, trotz dieser Umstimmigkeit, mit der von Regan beschriebenen Form identisch ist. Das orangefarbene Band, das Regan erwähnt, bezieht sich wahrscheinlich auf die Tatsache, daß die untere Körperhälfte gegenüber der oberen, die bräunlich ist, einen helleren Farbton hat, der etwas ins Gelborange gehen kann, wobei vor der Analgegend ein Bereich mit einem noch stärkeren orangegelben Farbton sein kann. Diese Farben schimmern jedoch aus tieferen Schichten durch als der rote Streifen von der neu gefundenen Art. Die Erkennungsmerkmale der neuen Art werden in den nächsten Abschnitten beschrieben, und zwar sowohl in lebendem als in konserviertem Zustand. Sie werden mit denen der bereits bekannten Art verglichen. Auch in biologischer Hinsicht unterscheidet sich *B. bullocki* (vgl. Campos 1972) von der neu entdeckten Art (Busse in Vorbereitung, b). Der Fundort Fundo Porvenir östlich von Talca liegt nördlich der Verbreitungsgrenze von *B. bullocki* (vgl. Arratia 1981).

An dieser Stelle danke ich meinem Freund, Herrn Karl Heinz Gothe, Talca, Chile, der mich an den Fundort heranführte und mit Enthusiasmus beim Fangen mitgewirkt hat. Die neugefundene Art ist nach seinem Namen benannt. Ebenfalls danke ich Miss Bernice Brewster, BMNH, für das Ausleihen des Typenmaterials.

Brachygalaxias gothei n.sp.

Diagnose

Art der Gattung *Brachygalaxias* mit kurzem Kopf und kurzem Maul (der Mundwinkel beziehungsweise das Ende des Maxillare reicht knapp bis unter den vorderen Augenrand). Iris größtenteils silbrig glänzend. Adulte Männchen haben im Leben ein rotes Band längs des Oberrandes der unteren Körperhälfte. Kein perlmuttglänzendes Feld an den Körperseiten im oberen Bereich hinter den Brustflossen.

Beschreibung

Diese Galaxiiden-Art hat ein relativ kurz ausgebildetes Maul und kurzen Kopf. Die silbrig reflektierende Iris ist spärlich mit Melanophoren besetzt. Die Verteilung der Melanophoren über den Körper, die am Rücken am dichtesten angesiedelt sind, kann sich grundsätzlich nach drei etwas unter-

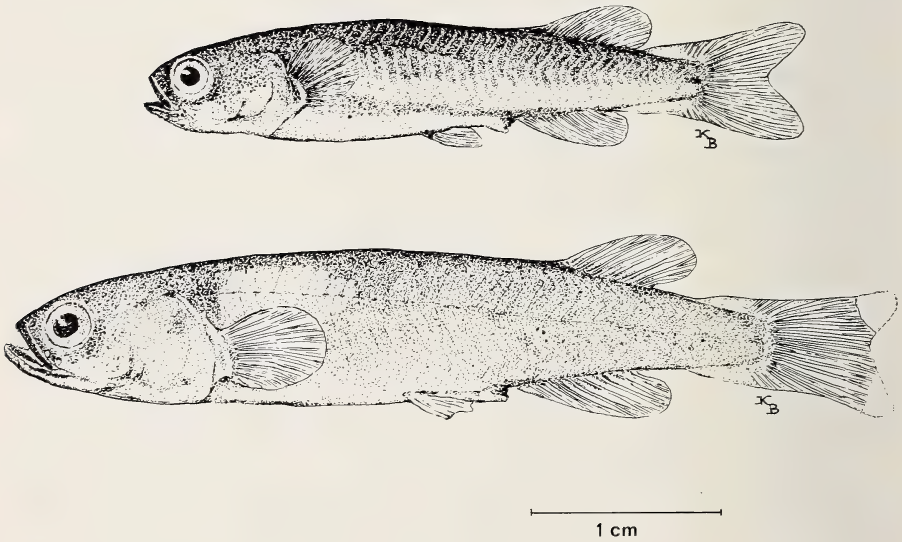


Abb. 1: Oben *Brachygalaxias gothei* n. sp. nach dem Holotypus. Unten *B. bullocki* (Regan 1908) nach einem der Syntypen. Beide Exemplare sind Männchen. Lebendfärbung vergleiche Busse (in Vorbereitung a).

schiedlichen Mustern anordnen. Es kann eine Gruppierung nach dem Schema der unterliegenden Muskelsegmente vorherrschen, das eine diskrete senkrechte Bänderung bewirkt. Manchmal ist die Verteilung gleichmäßiger und läßt keine Bänderung erkennen, und in manchen Fällen ist eine schwache Fleckung oder Marmorierung sichtbar, wobei es alle möglichen Übergänge gibt.

Lebende Tiere haben vor allem als adulte Männchen eine rote Zeichnung, die in der unteren Kopf- und Kehlgegend beginnt, sich hinter den Kiemen in einem leuchtend roten Längsband fortsetzt, das knapp unterhalb der Grenze zwischen oberer und unterer Körperhälfte verläuft und bis zur Schwanzwurzel reicht. Auch zwischen den Schwanzflossenstrahlen und denen der Analflosse kann ein rötlicher Hauch vorhanden sein.

Bei den Weibchen sind diese roten Farbtöne nur schwach oder überhaupt nicht vorhanden. Auch in konserviertem Zustand wird bei den Männchen die Lage des roten Längsbandes durch eine Aussparung oder Ausdünnung der Melanophoren in diesem Bereich angedeutet, an dessen Stelle teilweise silbrig glänzende Kristalle (in den Iridiophoren) unter der Lupe zu sehen sind. Auch tiefere Schichten enthalten vor allem im Leben silbrig glänzende Flächen, die einen großen Teil der Eingeweide einhüllen.

Vergleich

Brachygalaxias bullocki hat verglichen mit *B. gothei* einen längeren Kopf und ein größeres Maul, wobei die Maulspalte bzw. der Maxillarknochen nicht nur bis zum Augenrand reicht, sondern weiter nach hinten. Die Iris reflektiert schwach golden und hat mehr Melanophoren als bei *B. gothei.* Die Färbung ist wesentlich einheitlicher bei *B. bullocki* als bei *B. gothei,* wobei bei der ersten die bräunlichen Töne und bei der zweiten die graugrünen überwiegen.

Anstatt des roten Längsbandes haben vor allem die adulten Männchen von *B. bullocki* an den Körperseiten hinter den Brustflossen oben je eine Ansammlung von Iridiophoren, die diesem Bereich einen perlmuttfarbenen Glanz verleihen. Dieser ist auch bei konservierten Tieren teilweise schwach zu erkennen. Sowohl dieser Bereich bei *B. bullocki* als auch der Seitenstreifenbereich bei *B. gothei* ist unter dem Mikroskop als Feld mit glänzenden (Guanin-)Kristallen zu sehen.

Die untere Körperhälfte kann bei lebenden *B. bullocki* etwas heller braun oder in Richtung ocker oder orangegelb sein. In der Analgegend kann sich ein etwas mattoranges kleines Feld befinden.

Die Eingeweide sind bei *B. bullocki* nicht von einer so stark reflektierenden Schicht umhüllt wie bei *B. gothei,* die eher etwas schwach bronzefarben glänzt und teilweise sogar die Eingeweide durchschimmern läßt.

Untersuchtes Material

Brachygalaxias gothei n.sp.: Holotypus ZFMK* 11110 ♂; Terra typica Fdo. Porvenir, Talca, leg. Gothe und Busse 9.XI.1981 (Abb. 1); Paratypen ZFMK 11111–11158 (48 Exemplare**), 7.–16.XI.1981, ansonsten selbe Angaben; zusätzlich 20 lebende Exemplare von der Terra typica.

Brachygalaxias bullocki (Regan 1908): Syntypen BMNH 1968·9·16,1–47 (davon 20 Exemplare), Maquehue, Temuco, leg. D. S. Bullock 6.IV.1907; ZFMK 11159–11162 (4 Exemplare), Fdo. Sn. Clemente, Panguipulli, leg. Busse 21.XI.1981; ZFMK 11163–11168 (6 Exemplare), Isla Teja, Valdivia, leg. Busse 20.XI.1981; zusätzlich ca. 5 lebende Exemplare aus Panguipulli.

Resumen

Se describe una nueva especie de galáxido descubierta en la zona de Talca, Chile, que se caracteriza por un hocico y cabeza cortos y una franja roja a lo largo del cuerpo de los machos adultos.

Summary

A new galaxiid species is described. It was found near Talca, Chile. The most relevant characters are the short snout and head and a red stripe along the upper edge of the lower half of the body especially in adult males.

Literatur

Arratia, G. (1981): Géneros de peces de aguas continentales de Chile. — Publcoes. oc. Mus. Nac. Hist. nat. 34: 1–108.

Busse, K. (in Vorbereitung, a): Galaxiden, eine primitive Fischfamilie der Südkontinente. — Aquarien-Magazin.

— (in Vorbereitung, b): Die Gattung *Brachygalaxias* in Chile und ihre Biologie. — Bonn. zool. Beitr.

Campos, H. (1972): Breeding season and early development of *Brachygalaxias bullocki* (Osteichthyes: Galaxiidae). — Tex. J. Sci. 23 (4): 531–544.

Mc Dowall, R. M. (1971): The galaxiid fishes of South America. — Zool. J. Linn. Soc. 50: 33–73.

Regan, C. T. (1908): Description of a new fish of the genus *Galaxias* from Chile. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 1: 372.

Scott, E. O. G. (1966): The genera of the Galaxiidae. — Aust. Zool. 13: 244–258.

Anschrift des Verfassers: Dr. Klaus Busse, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D–5300 Bonn 1.

---

[*] ZFMK: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig; BMNH: British Museum (Natural History); IZUA: Instituto de Zoología Universidad Austral de Chile; MHNCH: Museo Nacional de Historia Natural, Chile.

[**] Es sollen Paratypen auch an das BMNH, IZUA und MHNCH abgegeben werden.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 1

Nouveaux Staphylinides afghans du Muséum A. Koenig de Bonn

par

H. COIFFAIT, Toulouse

Le Muséum A. Koenig de Bonn (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, ZFMK) possède un important lot de Staphylinides récoltés en Afghanistan, notamment au Nouristan, par J. Klapperich. Ces Staphylinides furent étudiés par feu le Dr Scheerpeltz qui reconnut 2 genres nouveaux et 28 espèces nouvelles. Mais le manuscrit de son travail a été égaré si bien que ces nouveaux taxa sont restés in litteris.

A la demande du Dr H. Roer, j'ai entrepris la description de ces formes nouvelles dont quatre avaient été décrites entre temps. C'est donc 2 genres et 24 espèces nouvelles qui seront décrits ci-dessous.

1. *Xantholinus (Leptophallus) afghanicus* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, S. Afghanistan, Kandahar, 950 m, 18-2-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes: 2 ♂ et 1 ♀, même provenance, ZFMK et ma collection.

Fig. 1 A. — Long. 6 à 8 mm. Tête noire, pronotum noir à noir de poix, avec les angles antérieurs et la base toujours plus clairs, élytres rouge brunâtre, abdomen noir de poix, pattes, pièces buccales et antennes rouge brunâtre. Tête, sans les pièces buccales, subrectangulaire, nettement plus longue que large (90/70), les angles postérieurs bien marqués quoique arrondis, les tempes, mesurées jusqu'aux angles postérieurs, environ 2 fois $^1/_4$ plus longues que les yeux; surface de la tête assez finement et éparsement ponctuée, sur un fond lisse et brillant. Antennes à 3° article un peu moins long que le second, les suivants transverses, les avant derniers environ deux fois plus larges que longs. Pronotum trapézoïdal, fortement rétréci vers l'arrière, nettement plus long que large (80/65), son point le plus large situé au niveau des angles antérieurs, en ce point légèrement plus étroit que la tête; surface avec des séries dorsales assez régulières d'une dizaine de points aussi gros que ceux de la tête, les côtés avec également une dizaine de points semblables épars, le fond lisse et brillant. Elytres aussi longs et un peu plus larges que le pronotum (80/70), légèrement élargis vers l'arrière, leur surface couverte d'une ponctuation beaucoup plus grosse que celle du pronotum et assez serrée dans la région médiane, le bord latéral et la partie repliée des élytres entièrement dépourvus de ponctuation, le fond lisse et brillant. Ailes

membraneuses bien développées. Abdomen très finement et très éparsement ponctué sur un fond lisse et brillant.

Tergite du pygidium du ♂ tronqué transversalement à son bord postérieur, sternite du même prolongé en son milieu par un lobe membraneux.

Edéage extrêmement grêle, le sac interne réduit à un étroit canal atteignant environ le milieu de l'organe. Paramères présents sous forme de deux petites épines.

Cette espèce est à rapprocher de *Leptophallus anatolicus* Coiff. d'Anatolie septentrionale. Elle s'en sépare par sa couleur plus foncée, ses yeux beaucoup plus grands et par conséquent ses tempes beaucoup plus courtes, son abdomen non microréticulé.

2. ***Neobisnius afghanicus*** **Coiffait, 1978 =** ***Neobisnius klapperichi*** **Scheerpeltz, i. l.**

3. ***Tachinus (Tachinus) afghanicus*** **Scheerpeltz, i. l.**

Type: un ♂, Afghanistan, Badakshan, Sarekanda, 4 100 m, 28-7-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes (en mauvais état), un ♂ même provenance, 3 600 m; une ♀, N. E. Afghanistan, Badakshan, Minjan Gebirge, Sanglitch Pass, 3 750 m, 3-VIII-52, J. Klapperich leg., ZFMK.

Fig. 1 B, C, D, E. — Long. 4,5 à 5 mm. Tête noire, pronotum, élytres et abdomen noirs à noir de poix, pattes, pièces buccales et antennes brun de poix, les tarses plus clairs, jaune brun. Tête fortement transverse, les yeux saillants, aussi longs que les tempes mesurées jusqu'au bord postérieur de la tête, surface lisse et brillante couverte d'une microponctuation très éparse. Antennes à second article deux fois plus long que large, le 3° une fois et demie plus long que le second, aussi long que le premier, le 4° environ deux fois plus long que large, les suivants un peu plus longs, les avant derniers diminuant progressivement de longueur et augmentant légèrement de largeur, encore cependant nettement plus longs que larges. Pronotum transverse (65/100), son point de plus grande largeur situé vers le $^1/_4$ postérieur, les angles postérieurs largement arrondis; surface couverte d'une microponctuation éparse un peu plus forte que celle de la tête sur un fond lisse et brillant. Elytres sensiblement carrés, aussi larges et nettement plus longs que le pronotum, leur surface couverte d'une ponctuation assez forte et serrée, les points séparés par des intervalles en moyenne moindres que leur diamètre, le fond lisse et brillant. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen couvert d'une ponctuation formée de points oblongs au moins aussi gros et aussi serrés que ceux des élytres, le fond lisse et brillant en avant, finement microréticulé en travers sur les tergites postérieurs, 3 premiers tergites apparents avec chacun deux petites taches pruineuses obliques dans leur région médiane. Quatre premiers segments sans grande soie latérale.

Tarses antérieurs du ♂ élargis, aussi larges que le sommet des tibias. Sternite du propygidium largement échancré en arc à son bord postérieur, l'échancrure garnie de chaque côté de petites soies marginales fauves dont la longueur va en diminuant des angles postérieurs au milieu, où ces petites soies sont réduites à de fins granules jaunes. Région médiane avec une petite dépression presque semi-circulaire également couverte de fins granules jaunes. Sternite du pygidium profondément échancré, tergite du même avec 4 larges dents, les médianes plus longues que les latérales, portant deux petites soies jaunes alors que les latérales portent une longue soie noire.

Edéage à paramère rectiligne, finement denté en dessous au sommet. (Les caractères sexuels de l'individu indiqué comme ♀ par Scheerpeltz n'ont pu être étudiés car la majeure partie de l'abdomen de cet exemplaire manque.)

4. *Eusphalerum (Eusphalerum) nuristanicum* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, Afghanistan, Nouristan, Kamdesch 2 000 m, 27-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes: 222 exemplaires, même provenance, ZFMK et ma collection.

Fig. 1 F, G. — Long. 2,5 à 2,7 mm. Corps jaune rouge, avec le métasternum et les 4 premiers segments abdominaux noirs chez le ♂, avec seulement le métasternum noir chez la ♀. Tête fortement transverse, avec les yeux grands et saillants, surface de la tête plane mais un peu irrégulière, couverte d'une ponctuation assez fine et peu serrée, les points séparés par des intervalles en moyenne doubles de leur diamètre. Cou microréticulé. Antennes à second article ovale, environ deux fois plus long que large, le 3° au moins aussi long et beaucoup plus grêle, le 4° pas ou à peine plus long que large, les 5° et 6° globuleux, les suivants élargis et transverses, les avant derniers presque deux fois plus larges que longs. Pronotum transverse (35/55), son point de plus grande largeur situé vers le milieu, en ce point nettement plus large que la tête, les côtés arrondis un peu explanés et relevés avant les angles postérieurs presque effacés; surface couverte d'une ponctuation un peu plus forte que celle de la tête et peu serrée, les points séparés par des intervalles en moyenne doubles de leur diamètre, le fond légèrement microréticulé en mailles. Elytres parallèles, beaucoup plus longs que larges (80/65), tronqués transversalement à leur bord postérieur chez les deux sexes, recouvrant seulement les deux premiers segments abdominaux apparents, leur surface couverte d'une ponctuation beaucoup plus grosse que celle du pronotum et très serrée, les points séparés par des intervalles en moyenne égaux au quart de leur diamètre, le fond lisse et brillant. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen finement et éparsement ponctué sur un fond microréticulé en travers; 3° tergite apparent (le 1° visible derrière les

élytres) avec de chaque côté de la ligne médiane une petite tache pruineuse arrondie, 4° tergite avec parfois lui aussi une très petite tache semblable, manquant chez beaucoup d'exemplaires. Tibias intermédiaires simplement pubescents, non épineux sur leur face externe chez le ♂ et chez la ♀.

Tarses antérieurs du ♂ épaissis, sternite du pygidium du même prolongé en arrière en un lobe semi-circulaire dont les bords sont épaissis, tandis que la région discale est creusée d'une large fossette.

Edéage à lobe médian pointu au sommet, les paramères nettement plus longs que lui, portant 3 petites soies apicales et sur leur bord inférieur, 3 autres petites soies préapicales.

Cette espèce est remarquable par son dimorphisme sexuel portant sur la coloration de l'abdomen, noir chez le mâle, jaune chez la femelle.

5. ***Eusphalerum (Eusphalerum) kamduschense*** **Scheerpeltz, i. l.**

Type: un ♂, Afghanistan, Nouristan, Kamdesch 2 000 m, 27-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK.

Fig. 1 H, I. — Long. 2,4 mm. Insecte jaune rouge avec le métasternum et l'abdomen en entier noirs. Tête fortement transverse, les yeux grands et saillants, surface de la tête plane mais irrégulière, couverte d'une ponctuation assez fine et peu serrée, le fond lisse et brillant sur le disque, finement microréticulé au voisinage des yeux en arrière et sur le cou. Antennes à 2° article ovale, environ deux fois plus long que large, le 3° aussi long que le second mais beaucoup plus grêle, le 4° légèrement oblong, les 5° et 6° globuleux, les suivants transverses, les avant derniers presque deux fois plus larges que longs. Pronotum transverse (31/51), sa plus grande largeur vers le milieu, les côtés arrondis, fortement rebordés, les angles postérieurs complètement effacés; surface avec une nette dépression antéscutellaire, tout le dessus couvert d'une ponctuation nettement plus grosse que celle de la tête, les points séparés par des intervalles en moyenne égaux à une fois et demie ou deux fois leur diamètre, le fond fortement microréticulé presque mat. Elytres parallèles, beaucoup plus longs que larges (75/60), leur surface couverte d'une ponctuation beaucoup plus forte et beaucoup plus serrée que celle du pronotum, les points séparés par des intervalles en moyenne égaux au quart de leur diamètre, le fond lisse et brillant. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen très finement et éparsement ponctué sur un fond fortement microréticulé en travers; 3° tergite apparent (1° visible) avec deux petites taches pruineuses dans sa région médiane. Tibias intermédiaires simplement pubescents sur leur tranche externe.

Edéage à lobe médian pointu au sommet, amplement dépassé par les paramères très développés, portant 3 petites soies apicales et 3 autres anté-apicales sur leur bord inférieur.

Femelle inconnue.

Cette espèce est proche de la précédente, elle s'en distingue par sa taille plus petite, par son abdomen à sommet noir de poix alors qu'il est jaune rouge chez la précédente, par la forte microréticulation de son pronotum et par les caractères de son édéage.

Il est remarquable que chez ces deux espèces afghanes les paramères portent 3 soies apicales et 3 soies antéapicales alors que toutes les espèces européennes que je connais n'ont que 2 soies apicales et 2 antéapicales.

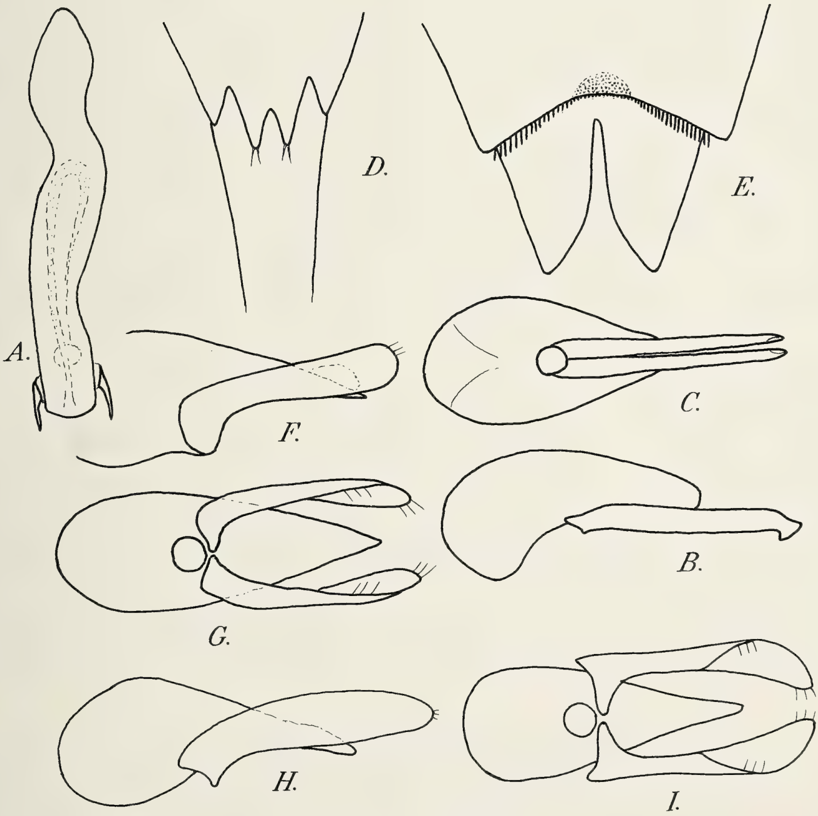


Fig. 1. — A: Edéage de *Xantholinus (Leptophallus) afghanicus* n. sp., holotype. — B, C: Edéage vu de profil et de dessous de *Tachinus (Tachinus) afghanicus* n.sp., holotype. — D: Sommet du tergite du pygidium du même. — E: Sommet du sternite du propygidium et du pygidium du même. — F à I: Edéage vu du profil et de dessous d'*Eusphalerum (Eusphalerum)*. — F, G: *E. nuristanicum* n.sp., holotype. — H, I: *E. kamduschense* n.sp., holotype.

6. *Philorinum afghanicum* Scheerpeltz, i. l.

Type: 1 ♂, Afghanistan, Nouristan, Kamdesch, 2 200 m, 28-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes: 17 exemplaires même provenance; 8 exemplaires: Nouristan, Bashgultal, 1 100 m, 1 200 m, 14–20-IV-53; ZFMK et ma collection.

Fig. 2 A, B. — Long. 2 à 2,7 mm. Jaune rouge, avec les 3 ou 4 derniers segments abdominaux plus sombres, bruns à brun noir, surtout chez le ♂. Tête transverse, les yeux très grands et saillants, occupant presque tout le côté de la tête, les tempes obliquement rétrécies en direction du cou; surface de la tête plate, entièrement couverte d'une ponctuation régulière assez forte et serrée, les points séparés par des intervalles en moyenne égaux à leur diamètre. Antennes à 3° article un peu plus long que le second, le 4° globuleux, les suivants un peu épaissis, sensiblement aussi longs que larges. Pronotum transverse (31/42), son point de plus grande largeur situé vers le tiers antérieur, en ce point un peu plus large que la tête, faiblement rétréci vers l'arrière, les angles postérieurs arrondis, les côtés finement rebordés; surface très peu convexe, couverte d'une ponctuation semblable à celle de la tête et d'une fine pubescence jaune sur un fond lisse et brillant. Elytres parallèles, beaucoup plus longs que larges (64/52), un peu plus larges que le pronotum, leur surface couverte d'une ponctuation un peu plus grosse et un peu plus serrée que celle du pronotum, ainsi que d'une fine pubescence jaune, le fond lisse et brillant. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen couvert d'une ponctuation fine et assez dense sur un fond fortement microréticulé en travers.

Tarses antérieurs du ♂ faiblement épaissis, moins larges que le sommet du tibia.

Edéage à lobe médian assez fortement arqué, finement denté de chaque côté avant son extrémité en pointe obtuse, les paramères atteignant le sommet du lobe médian, à peine élargis dans leur partie apicale, portant au sommet 4 courtes soies.

Cette espèce est bien distincte de *Philorinum sordidum* Steph. par sa couleur claire et sa ponctuation élytrale moins forte.

7. *Phyllodrepa (Phyllodrepa) afghanica* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, Afghanistan, Nouristan, Kamdesch, 2 200 m, 28-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes: 7 exemplaires, même provenance; un exemplaire: Nouristan, Basghultal, 1 100 m, 14-IV-53; ZFMK et ma collection.

Fig. 2 C, D. — Long. 2,9 à 3,2 mm. Tête noire, pronotum, élytres et abdomen noir de poix, pattes jaunes, palpes et antennes brun de poix. Tête, sans les pièces buccales, légèrement transverse, les yeux grands et saillants, au moins deux fois plus longs que les tempes mesurées jusqu'au cou; calus céphaliques au bord postérieur de la tête, sensiblement aussi écartés l'un de

l'autre que de l'oeil; surface de la tête faiblement convexe, avec une fossette près des calus sus-antennaires, le dessus couvert d'une ponctuation oblongue dans la région médiane, et de fines stries longitudinales au voisinage des yeux, le fond lisse et brillant. Antennes à second article oblong et épais, environ deux fois plus long que large, le 3° beaucoup plus grêle et un peu plus court, le 4° à peine plus long que large, les suivants transverses, progressivement élargis, les avant derniers au moins deux fois plus larges que longs. Pronotum transverse (36/45), son point de plus grande largeur situé vers le tiers antérieur, en ce point nettement plus large que la tête, faiblement rétréci vers l'arrière, les angles postérieurs obtus et émoussés; surface faiblement convexe, couverte d'une ponctuation serrée, sensiblement aussi grosse que celle de la tête, les points séparés par des intervalles tout au plus égaux à leur diamètre, le fond légèrement microréticulé, peu brillant. Elytres parallèles, plus larges que le pronotum, beaucoup plus longs que larges (70/60), leur surface très peu convexe, couverte d'une ponctuation aussi grosse et un peu plus serrée encore que celle du pronotum, les points séparés par des intervalles en moyenne égaux à la moitié de leur diamètre, ne formant pas de séries longitudinales. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen couvert d'une fine ponctuation éparse sur un fond fortement microréticulé, ce qui lui donne un aspect mat.

Tarses antérieurs du mâle légèrement élargis, moins larges que le sommet des tibias.

Edéage à lobe médian à peine arqué, sa moitié apicale longuement parallèle, le sommet brièvement échancré, paramères dépassant légèrement l'extrémité du lobe médian, à peine élargis dans leur région terminale, le sommet avec une paire de petites soies apicales et une paire de soies anté-apicales insérées sur le bord inférieur.

Cette espèce est proche de *Phyllodrepa floralis* Payk. qui a le même système de coloration. Elle s'en distingue par sa taille moindre, par l'absence de dépression en avant des calus céphaliques et par la ponctuation de ses élytres moins forte et nullement alignée longitudinalement.

8. *Phyllodrepa (Phyllodrepa) klapperichi* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, Afghanistan, Nouristan, Kamdesch, 2 200 m. 28-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratype: une ♀, même provenance, ma collection.

Fig. 2 E, F. — Long. 3 mm. Tête noire, pronotum, élytres et abdomen noir de poix, pattes, palpes et 5 premiers articles des antennes jaune rouge, le sommet des antennes brun de poix. Tête, sans les pièces buccales, environ aussi longue que large, les yeux grands et saillants, les tempes mesurées jusqu'au sillon du cou extrêmement courtes; calus céphaliques du bord postérieur de la tête un peu plus éloignés l'un de l'autre que du bord interne

des yeux. Surface de la tête avec, de chaque côté, un très fin sillon oblique écarté du bord interne des yeux, avant de la tête avec de chaque côté une dépression proche des bosses sus-antennaires. Ponctuation forte et dense, disparaissant sur l'avant du front, le fond partout finement microréticulé. Antennes courtes et robustes, le second article globuleux, un peu plus long que large, le 3° aussi long que le second, mais beaucoup plus grêle, le 4° et le 5° globuleux, pas ou à peine plus longs que larges, les suivants fortement élargis, formant une nette massue formée des 6 articles, les avant derniers au moins deux fois plus larges que longs. Pronotum transverse (40/50), son point de plus grande largeur situé vers le milieu, en ce point nettement plus large que la tête, faiblement rétréci vers l'avant et vers l'arrière, le bord antérieur et le bord postérieur sensiblement de même largeur, les côtés faiblement convexes et finement rebordés; surface présentant de chaque côté de la ligne médiane une faible dépression allongée, atteignant le bord postérieur mais non le bord antérieur; ponctuation régulière, forte et dense, les points un peu plus gros que ceux de la tête, séparés par des intervalles en moyenne un peu moindres que leur diamètre, le fond nettement microréticulé. Elytres parallèles, nettement plus longs que larges (70/58), présentant au bord de la suture, une dépression longitudinale étroite et assez profonde, tout le dessus couvert d'une ponctuation très serrée, plus ou moins confluente, les points nettement plus gros que ceux du pronotum, et par places plus ou moins alignés en séries longitudinales. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen avec une ponctuation un peu râpeuse, beaucoup plus fine que celle de l'avant corps, assez serrée en avant, beaucoup plus éparse en arrière, sur un fond fortement microréticulé, un peu coriacé.

Sternite du segment génital du ♂ déprimé et tronqué au sommet.

Edéage à lobe médian fortement arqué, sa partie antérieure grêle et aplatie, le sommet terminé en pointe obtuse; paramères remarquablement développés; longs et larges, dépassant de beaucoup l'extrémité du lobe médian, portant au sommet deux paires de soies extrêmement petites, peu distinctes.

Cette espèce est très différente de la précédente par sa forme beaucoup plus étroite et convexe, par ses antennes à base claire et plus fortement épaissie au sommet, ainsi que par la ponctuation différente de ses élytres. L'édéage est tout différent.

9. *Mannerheimia afghanica* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, Afghanistan, Nouristan, Kamdesch, 2 000 m, 27–IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes: 210 exemplaires, même provenance, 2 000–2 200 m, 27–28-IV-53, ZFMK et ma collection.

Fig. 2 K, L. — 2,5 à 2,7 mm. Tête brun de poix, le reste du corps brun rouge, avec l'abdomen parfois plus foncé; pattes et base des antennes jaune rouge,

l'extrémité de ces dernières assombrie, brun de poix. Tête transverse, les yeux grands et saillants, deux fois et demie plus longs que les tempes mesurées jusqu'au cou; calus céphaliques du bord postérieur de la tête un peu plus écartés entre eux que du bord interne des yeux, situés dans un sillon qui vers l'arrière se dirige obliquement vers le cou et qui est très peu prolongé vers l'avant; surface de la tête couverte d'une ponctuation nette irrégulièrement répartie, assez dense sur les côtés, beaucoup plus éparse sur le disque, et tout à fait nulle en avant, le fond lisse et brillant. Antennes à second article environ deux fois plus long que large, le 3° aussi long que le second, mais plus grêle, les suivants plus courts et progressivement épaissis, les avant derniers un peu plus larges que longs. Pronotum fortement transverse (35/57), son point de plus grande largeur vers le milieu, en ce point, nettement plus large que la tête, faiblement rétréci vers l'arrière, un peu plus fortement vers l'avant, les angles tous largement arrondis; surface couverte d'une ponctuation forte et irrégulière, irrégulièrement répartie, les points séparés par des intervalles en moyenne égaux à leur diamètre, le fond lisse et brillant. Elytres trapézoïdaux, fortement élargis vers l'arrière, aux épaules un peu plus larges que le pronotum, moins longs que larges au sommet, leur surface avec une dépression longitudinale proche de la suture, en majeure partie couverts d'une ponctuation plus forte et plus serrée que celle du pronotum, cette ponctuation devenant plus fine au voisinage des bords latéraux et au sommet, le fond lisse et brillant. Ailes membraneuses bien développées, paraissant fonctionnelles. Abdomen avec quelques rares petits points très épars sur un fond brillant bien que très légèrement microréticulé en travers.

Tarses antérieurs du ♂ légèrement élargis, plus étroits que le sommet des tibias.

Edéage court et épais, les paramères larges, dépassant un peu l'extrémité du lobe médian, dépourvus de soies apicales.

10. *Geodromicus afghanicus* Scheerpeltz, 1960 b = *afghanicus* Scheerpeltz, i. l. — Fig. 2 I, J.

11. *Hygrodromicus klapperichi* = *Geodromicus klapperichi* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, Afghanistan, Nouristan, Bashgultal, 2 700 m, 23-VII-52, ZFMK; paratypes: 3 exemplaires, même provenance, ZFMK et ma collection.

Fig. 2 G, H. — Noir avec les élytres plus clairs noir de poix à brun de poix, pattes et antennes brun rouge, tarses et pièces buccales plus clairs, jaune brun. Tête fortement transverse, les yeux nettement saillants, un peu plus longs que les tempes mesurées jusqu'au cou, surface de la tête creusée d'une grande dépression entre les yeux, cette dépression plus ou moins continuée

vers l'avant par un sillon oblique dirigé vers la base des antennes mais ne l'atteignant pas, dessus couvert d'une ponctuation assez fine et serrée disparaissant sur les parties en relief en avant de la tête. Fond de la dépression et cou densément microréticulés. Antennes à 3° article pas ou peu plus long que le second, le 4° article sensiblement égal au 3°, les suivants augmentant légèrement de longueur et un peu d'épaisseur, les avant derniers environ 3 fois plus longs que larges. Pronotum transverse (38/58), trapézoïdal, fortement rétréci vers l'arrière, les côtés non sinués avant les angles postérieurs qui sont obtus, en avant nettement plus larges que la tête, fortement rétrécis vers l'arrière; surface couverte d'une ponctuation serrée, aussi grosse que celle de la tête, les points séparés par des intervalles en moyenne moindres que leur diamètre, le fond lisse et brillant; scutellum ponctué et coriacé. Elytres trapézoïdaux et transverses (75/85), les épaules effacées, les angles postéro-externes largement arrondis, la largeur au niveau des épaules supérieure à la plus grande largeur du pronotum; surface des élytres couverte d'une ponctuation serrée à peine plus grosse que celle du pronotum, le fond lisse et brillant. Ailes membraneuses réduites à de courts moignons n'atteignant pas le sommet des élytres. Abdomen aussi large que les élytres à leur sommet, les tergites apparents (y compris le 1° normalement caché sous les élytres), couverts d'une ponctuation fine et très serrée, beaucoup moins grosse que celle de l'avant corps, les points ayant tendance à se réunir pour former des stries transversales; 3 premiers sternites apparents (y compris celui qui est caché sous les élytres) avec de chaque côté de leur ligne médiane une petite tache pruineuse transverse, plus petite sur le 3° tergite que sur les deux précédents.

Tarses antérieurs du ♂ épaissis, au moins aussi larges que le sommet des tibias.

Edéage long et assez fortement arqué, le lobe médian brusquement resserré, avant son extrémité, les paramères insérés sur une forte saillie ventrale du lobe médian et atteignant son sommet, ces paramères grêles et armés de 3 très petites soies apicales.

Cette espèce avait été étiquetée *Geodromicus klapperichi* par Scheerpeltz qui, sans doute, n'avait pas remarqué l'absence de calus céphaliques et la structure particulière des palpes.

12. *Trogophloeus (Thoracoplotinus) afghanicus* Scheerpeltz, i. l.

Type: Afghanistan, Asmar, Künartal, 900 m, 3-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK.

Long. 2,2 mm. Tête et abdomen noirs, pronotum et élytres noir de poix, pattes jaune testacé, palpes et antennes brun de poix, la base de ces dernières un peu plus claire. Tête subtriangulaire, nettement transverse, les yeux très grands et saillants, les tempes presque inexistantes, surface de la

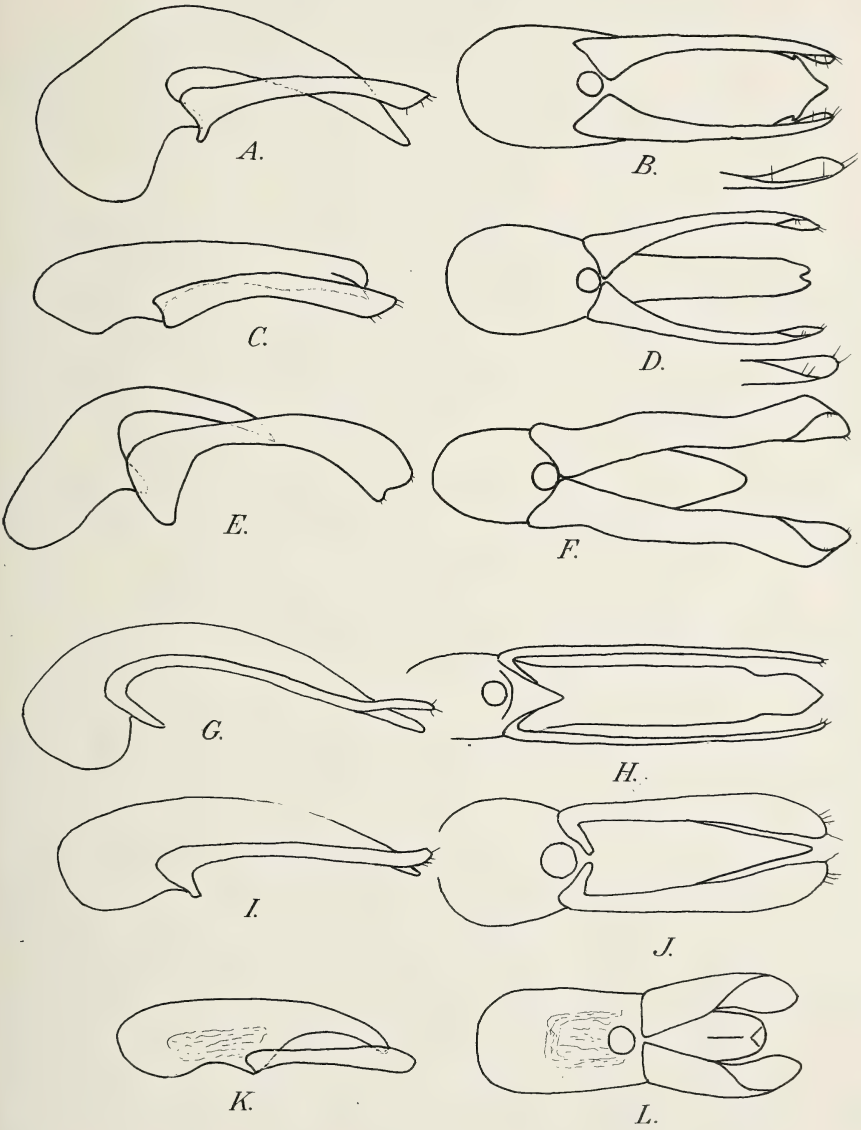


Fig. 2. — Edéage vu de profil et de dessous d'Omaliinae. — A, B: *Philorinum afghanicum* n.sp., holotype. — C, D: *Phyllodrepa (Phyllodrepa) afghanica* n.sp., holotype. — E, F: *Phyllodrepa (Phyllodrepa) klapperichi* n.sp., holotype. — G, H: *Hygrodromicus klapperichi* n.sp., holotype. — I, J: *Geodromicus afghanicus* Scheerp. — K, L: *Mannerheimia afghanica* n.sp., holotype.

tête avec deux dépressions longitudinales parallèles proches des bosses sus-antennaires, tout le dessus couvert d'une ponctuation fine et serrée; cou couvert d'une forte microréticulation, séparé de la tête par un sillon transverse bien apparent. Antennes robustes, le second article deux fois et demie plus long que large, le 3° plus court, environ deux fois plus long que large, le 4° carré, le 5° à peine plus long que large, les suivants tout au plus aussi longs que larges, les avant derniers nettement transverses. Pronotum transverse (28/35), son point de plus grande largeur situé vers le tiers antérieur, en ce point à peine plus large que la tête, assez fortement rétréci vers l'arrière, les angles postérieurs tout à fait effacés, surface avec deux faibles dépressions médianes allongées et parallèles, tout le dessus couvert d'une ponctuation fine et très serrée semblable à celle de la tête. Elytres parallèles et transverses (40/50), nettement plus larges que le pronotum, couverts d'une ponctuation très serrée, un peu plus grosse que celle du pronotum. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen parallèle, aussi large que les élytres, couvert d'une ponctuation très serrée, plus fine encore que celle de l'avant corps.

Cette espèce est proche du *T. fuliginosus* européen, dont elle se distingue par les dépressions discales de son pronotum, par ses antennes un peu plus longues et sa ponctuation un peu moins fine.

13. *Trogophloeus (Taenosoma) bashgulensis* Scheerpeltz, i. l.

Type: Afghanistan, Nouristan, Bashgultal, 1 100 m, 14-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK.

Long. 2,7 mm. Tête et pronotum noir de poix, élytres un peu plus clairs, brun de poix, abdomen plus foncé, noir. Pattes, pièces buccales et antennes jaune rouge, le sommet de ces dernières un peu plus foncé. Yeux faiblement saillants, tempes joufflues, mesurées jusqu'au cou un peu moins longues que les yeux, séparées de ceux-ci par un net sillon postoculaire. Surface de la tête avec deux petites dépressions oblongues, à l'intérieur des bosses sus-antennaires, toute la surface couverte d'une ponctuation très fine et très serrée. Antennes à 3° article plus court que le second, environ deux fois plus long que large, le 4° à peine plus long que large, le 5° plus épais et légèrement plus long que large, les suivants aussi longs que larges, les avant derniers nettement épaissis mais encore aussi longs que larges. Pronotum fortement transverse (33/45), fortement rétréci vers l'arrière, son point de plus grande largeur situé vers le quart antérieur, en ce point plus large que la tête, les angles antérieurs assez marqués, les postérieurs complètement arrondis; surface du pronotum avec, en arrière, deux dépressions longitudinales séparées par une boursouflure médiane; tout le dessus couvert d'une ponctuation très fine et très serrée, semblable à celle de la tête. Elytres parallèles, transverses (45/55), les épaules bien marquées, un peu plus larges que le pronotum, leur surface avec une dépression longitudinale très proche de la suture, tout le dessus couvert d'une ponctuation serrée, nettement plus grosse que celle du pronotum. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen parallèle, couvert d'une dense microréticulation en mailles et d'un pointillé extrêmement fin.

Cette espèce est proche du *corticinus* européen, elle s'en distingue par sa forme plus large et ses antennes un peu plus longues.

14. ***Trogophloeus (Taenosoma) asmarensis*** **Scheerpeltz, i. l.**

Type: Afghanistan, Asmar, Künartal, 900 m, 3-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes: 3 exemplaires, même provenance; 2 exemplaires, Nouristan, Bashgultal, 1 100 m, 6-IV-53, ZFMK et ma collection.

Long. 1,6 à 1,9 mm. Tête et abdomen noirs, pronotum noir de poix, élytres bruns, pattes, pièces buccales et base des antennes jaune brun, le sommet de ces dernières plus sombre brun de poix. Tête subtriangulaire, sans les pièces buccales, nettement plus large que longue, les yeux grands et saillants, les tempes courtes et joufflues, séparées de l'œil par un fin sillon postoculaire, 2 à 3 fois moins longues que l'œil; surface avec deux petites dépressions longitudinales parallèles proches des calus susantennaires, tout le dessus couvert d'une ponctuation très fine et très serrée. Antennes à 3° article environ deux fois et demie plus long que large, bien plus court que le second, les suivants du 4° au 7° sensiblement aussi longs que larges, les avant derniers épaissis, transverses. Pronotum à peine plus large que long, son point de plus grande largeur situé vers le quart antérieur, en ce point à peine aussi large que la tête, assez fortement rétréci vers l'arrière, les angles postérieurs effacés, les antérieurs bien marqués; surface présentant deux dépressions longitudinales oblongues atteignant la base, et, de chaque côté, une petite dépression superficielle peu distincte; tout le dessus couvert d'une ponctuation très serrée, à peine plus forte que celle de la tête. Elytres légèrement transverses (40/42), les épaules bien marquées, plus larges que l'avant corps, légèrement déprimés de chaque côté de la suture, leur surface couverte d'une ponctuation serrée, bien distincte, sensiblement plus grosse que celle du pronotum. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen parallèle, couvert d'une forte microréticulation en mailles avec une ponctuation excessivement fine, peu distincte.

Cette espèce est bien distincte de la précédente par sa taille plus faible, ses yeux plus grands, son pronotum moins fortement rétréci vers l'arrière.

15. ***Bledius auripennis*** **Coiffait, 1978 =** ***Bledius aspericollis*** **Scheerpeltz, i. l.**

16. *Myllaena klapperichi* Scheerpeltz, i. l.

Type: Afghanistan, Nouristan, Bashgultal, 14-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes : 2 exemplaires, même provenance, ZFMK et ma collection.

Long. 2,2 mm. Brun rouge, avec la tête et la base des 3° et 4° tergites au milieu plus foncées, brun de poix. Tête, sans les pièces buccales, subtriangulaire et nettement transverse, les yeux grands et non saillants, nettement plus longs que les tempes, surface de la tête densément microréticulée, sans ponctuation distincte. Antennes assez courtes, le second article environ deux fois plus long que le 1°, le 3° égal aux 2/3 du second, les suivants diminuant progressivement de longueur, les avant derniers épaissis, encore une fois 1/2 plus longs que larges. Pronotum transverse (40/55), son point de plus grande largeur situé vers le 1/3 ou le 1/4 postérieur, à peine rétréci vers l'arrière, fortement rétréci vers l'avant, côtés faiblement convexes, la base très légèrement échancrée de chaque côté au voisinage des angles postérieurs, surface couverte d'une microréticulation en mailles très fine et très dense, sans ponctuation appréciable comme telle. Elytres transverses (40/52), les épaules bien marquées, les bords latéraux parallèles, le bord apical fortement sinué près des angles postéro-externes, surface couverte d'une microréticulation à mailles très fines et très serrées, semblable à celle du pronotum. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen conique, à la base un peu moins large que les élytres, couvert d'une microcréticulation un peu moins dense que celle des élytres, ce qui lui donne un aspect plus brillant, les derniers segments avec quelques fortes soies latérales noires; tergite du propygidium avec un large liseré membraneux blanchâtre.

Cette espèce ressemble par son faciès à *Myllaena brevicornis.* Elle s'en distingue par sa taille un peu plus faible, mais surtout par ses élytres beaucoup plus longs.

17. *Falagria (Melagria) klapperichi* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, Sud Afghanistan, Scham-Schir-Ror près Kandahar, 950 m, 14-I-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes : 2 exemplaires ♀, même provenance, ZFMK et ma collection.

Long. 2 mm. Tête brun de poix, pronotum, élytres et deux premiers segments abdominaux rouge jaunâtre, les élytres avec une grande tache discale foncée atteignant le bord latéral et avec le sommet jaune pâle, abdomen (sauf les deux premiers segments) noir ou noir de poix, pattes et base des antennes jaune rouge, palpes et sommet des antennes brunâtres. Tête subcarrée, sans les pièces buccales, un peu transverse, les tempes parallèles, environ aussi longues que les yeux, les angles postérieurs bien marqués; surface de la tête couverte d'une fine ponctuation écartée chez la femelle, un peu plus dense chez le mâle, le fond lisse et brillant. Antennes à 3° article sensiblement aussi long que le second, les suivants diminuant progressivement de longueur et augmentant de largeur, le 10° article distinctement transverse chez le ♂, les articles 7 à 10 transverses chez la ♀. Pronotum sensiblement aussi long que large chez le ♂, transverse chez la ♀, son point de plus grande largeur situé vers le quart antérieur, en ce point un peu plus étroit que la tête chez le ♂, nettement plus étroit chez la ♀, assez fortement rétréci vers l'arrière, les angles postérieurs effacés; surface avec une dépression longitudinale large mais peu profonde sauf à la base, chez le ♂, et simplement une petite fossette antéscutellaire chez la ♀; tout le dessus couvert d'une ponctuation assez forte et serrée chez le ♂, plus fine et moins serrée chez la ♀. Elytres transverses (30/40), beaucoup plus larges que la tête, leur surface très finement et peu densément ponctuée, le fond lisse et brillant. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen avec les deux premiers tergites marqués d'une forte dépression transversale faisant entièrement défaut chez les suivants, tout le dessus couvert d'une ponctuation fine analogue à celle des élytres, mais un peu plus serrée.

Cette espèce est proche de *F. desertorum* F. du Sahara, et de *F. seclusa* du Turkmenistan. Elle s'en distingue par son pronotum proportionnellement plus long et sa ponctuation plus fine et plus écartée sur les élytres.

Gen. *Pseudapimela* Scheerpeltz, i. l.

Espèce-type: *Pseudapimela klapperichi* n. sp.

Genre proche du genre *Apimela* dont il se distingue essentiellement par ses trois premiers tergites abdominaux visibles fortement impressionnés en travers à leur base.

Labre entier, à peine sinué au milieu; mandibules robustes, unidentées à leur bord interne; palpes maxillaires à 3° article long et épais, densément pubescent, le 4° très petit et glabre; palpes labiaux à 1° article long et large, le second plus court et plus étroit, le 3° encore un peu plus petit; languette parallèlle, légèrement échancrée au sommet; prosternum largement tronqué, non prolongé entre les hanches, non caréné; mésosternum pointu atteignant la moitié des hanches intermédiaires, non caréné; métasternum plan, non caréné. Premier sternite non caréné entre les hanches postérieures. Premier article des tarses postérieurs, plus long que le second, celui-ci légèrement plus long que le 3° et le 4°; 5° article égal aux deux précédents pris ensemble. Tous les tarses de 5 articles.

18. *Pseudapimela klapperichi* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, Afghanistan, Nouristan, Bashgultal, Kamu, 1 300 m, 15-VII-52, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes: 11 exemplaires, même provenance; 6 exemplaires, même provenance, 1 100 m, 14-IV-53, ZFMK et ma collection.

Fig. 3 A à E. — Long. 2,5 à 3 mm. Tête noir de poix, pronotum brun rouge, élytres jaune paille, abdomen brun noir avec la base et le sommet plus clairs, brun rouge, pattes, pièces buccales et base des antennes jaune testacé, le sommet des antennes rembruni, brun de poix. Forme déprimée. Tête, sans les pièces buccales, subcarrée, avec les angles postérieurs arrondis, tempes parallèles, un peu moins longues que les yeux; surface de la tête couverte d'une ponctuation serrée extrêmement fine. Antennes à second article légèrement plus court que le 1°, le 3° nettement plus court et plus grêle que le second, environ deux fois plus long que large, le 4° à peine aussi long que large, les suivants épaissis nettement transverses, environ deux fois plus larges que longs, le dernier aussi long que les deux précédents pris ensemble. Pronotum légèrement transverse (32/35), un peu plus large que la tête, les côtés parallèles, les angles postérieurs obtus, à peine marqués; surface couverte d'une ponctuation extrêmement fine et serrée, semblable à celle de la tête. Elytres carrés, nettement plus longs et plus larges que le pronotum, couverts d'une ponctuation serrée encore plus fine que celle du pronotum, à peine distincte. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen avec les trois premiers tergites fortement impressionnés à la base, ces tergites couverts d'une ponctuation serrée beaucoup plus grosse et plus distincte que celle de l'avant corps; 4° et 5° tergites couverts d'une ponctuation nettement plus fine que celle des tergites antérieurs, peu distincte sur un fond microréticulé en travers.

19. *Pseudapimela afghanica* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, Afghanistan, Nouristan, Bashgultal, 1 100 m, 15-VII-52, J. Klapperich leg., ZFMK; paratype: un exemplaire, même provenance; un exemplaire, environs de Laghoman, Kaboul, 500 m, 31-III-53, ZFMK et ma collection.

Long. 2 à 2,2 mm. Tête brun de poix, pronotum, élytres et abdomen jaune rouge, le 4° segment plus ou moins assombri, pattes, pièces buccales et base des antennes jaune testacé, l'extrémité des antennes un peu plus sombre. Tête, sans les pièces buccales, subcarrée, les tempes parallèles en arrière des yeux, les angles postérieurs arrondis, yeux un peu plus longs que les tempes mesurées jusqu'aux angles postérieurs; surface de la tête vaguement impressionnée longitudinalement au milieu, entièrement couverte d'une ponctuation très fine et assez serrée. Antennes à second article légèrement plus court que le premier, le 3° nettement plus court et plus grêle que le second, environ deux fois et demie plus long que large, le 4° légèrement transverse, les suivants épaissis, environ deux fois plus larges que longs, le dernier un peu moins long que les deux précédents pris ensemble. Pronotum légèrement transverse, à peine plus large que la tête, les angles postérieurs obtus; surface couverte d'une ponctuation extrêment fine et serrée, semblable à celle de la tête. Elytres carrés, nettement plus longs et plus larges que le pronotum, leur surface couverte d'une ponctuation très fine et très serrée, à peine reconnaissable comme telle. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen avec les 3 premiers segments visibles fortement impressionnés à leur base, couverts d'une ponctuation serrée bien distincte, nettement plus grosse que celle des élytres; 4° et 5° segments avec une ponctuation excessivement fine, peu distincte sur un fond densément microréticulé en travers.

Cette espèce est bien distincte de la précédente par sa taille plus faible, et sa couleur beaucoup plus claire.

Gen. *Aulacogastrata* Scheerpeltz, i. l.

Espèce-type: *Aulacogastrata punctiventris* n. sp.

Labre régulièrement convexe à son bord antérieur, mandibules fortement recourbées au sommet qui est entier, non dentées à leur bord interne; palpes maxillaires de 4 articles, le 3° épais, légèrement plus long que le second, pubescent, le 4° assez long et grêle, entièrement glabre; palpes labiaux de 3 articles : le 1° long et épais, le 2° beaucoup plus court et plus étroit, le 3° allongé et assez robuste; languette étroite profondément creusée au sommet. Sutures gulaires parallèles, largement écartées. Prosternum court et tronqué à son bord postérieur, devant les hanches antérieures, nullement caréné. Mésosternum prolongé en une pointe étroite atteignant le milieu des hanches intermédiaires, non caréné. Métasternum plan, non caréné. 1° sternite abdominal non caréné entre les hanches postérieures. Tarses tous de 5 articles, le premier article des tarses postérieurs plus long que les articles 2 et 3 pris ensemble, plus long que le dernier.

20. *Aulacogastrata punctiventris* Scheerpeltz, i. l.

Type: Afghanistan, Nouristan, Bashgultal, 1 100 m, 14-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratype: 1 exemplaire mutilé en mauvais état, même provenance, ZFMK.

Fig. 3 F à I. — Long. 3,2 mm. Noir, à noir de poix, pattes, pièces buccales et base des antennes jaune testacé, extrémité des antennes plus sombre, brun de poix. Tête subdiscoïdale, et convexe, les yeux grands et proéminents, un peu plus longs que les tempes mesurées jusqu'au cou, surface de la tête couverte d'une fine ponctuation assez serrée, sur un fond très finement microréticulé. Pronotum transverse (35/40), son point de plus grande largeur situé vers le quart antérieur, en ce point, nettement plus large que la tête, faiblement rétréci vers l'arrière; les angles postérieurs obtus, bien distincts quoique arrondis au sommet; surface déprimée longitudinalement devant l'écusson, tout le dessus couvert d'une ponctuation très fine et peu serrée sur un fond densément microréticulé. Scutellum grand, et pentagonal, plus large en arrière qu'en avant, couvert d'une fine ponctuation râpeuse sur un fond microréticulé. Elytres légèrement transverses, nettement plus longs et plus

larges que le pronotum, couverts d'une ponctuation légèrement râpeuse, fine et assez serrée, sur un fond densément microréticulé. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen avec les 3 premiers tergites visibles fortement impressionnés en travers à leur base, tout le dessus de l'abdomen couvert d'une ponctuation dense, légèrement râpeuse, bien distincte, beaucoup plus grosse que celle de l'avant corps.

21. *Atheta (Ceritaxa) asperipunctata* Scheerpeltz, i. l.

Type: 1 ♂, Afghanistan central, Hazaradjat, Banda-e-Mir, 2 900 m, 30-VIII-52, J. Klapperich leg., ZFMK.

Long. 2 mm. Noir, les élytres avec une grande tache jaune rougeâtre occupant tout le bord postérieur et remontant en s'atténuant vers les épaules sans toutefois les atteindre. Pattes brun jaune, palpes et antennes noir de poix. Tête fortement transverse, les yeux grands, presque deux fois plus longs que les tempes, surface de la tête éparsement ponctuée sur un fond finement et densément microréticulé en mailles. Antennes courtes, le premier article environ deux fois plus long que large, le second pas plus grêle et un peu plus court, lui aussi environ deux fois plus long que large, le 3° égal au second, le 4° carré, les suivants transverses, les avant derniers au moins une fois et demie plus larges que longs. Pronotum transverse, en avant un peu plus large que la tête, fortement élargi vers l'arrière, son point de plus grande largeur vers le quart postérieur, les angles complètement arrondis; surface convexe, couverte d'une ponctuation assez dense, nettement plus grosse que celle de la tête et un peu râpeuse, le fond finement microréticulé. Elytres transverses (35/50), légèrement plus larges que le pronotum en son point le plus large, les côtés subparallèles, leur surface couverte d'une ponctuation fortement râpeuse, nettement plus grosse et plus serrée que celle du pronotum, les points séparés par des intervalles en moyenne moindres que leur diamètre. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen parallèle, les deux premiers tergites apparents fortement impressionnés en travers, toute la surface de l'abdomen couverte d'une ponctuation assez fine et assez serrée, un peu plus fine et nettement plus écartée que celle du pronotum, sur un fond finement microréticulé en travers.

Sommet du tergite du pygidium du ♂ tronqué transversalement et très finement crénelé.

Femelle inconnue.

22. *Atheta (Glossola) gregarioides* Scheerpeltz, i. l.

Type: Afghanistan méridional, Kandahar, Kuna 900 m, 21-II-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratypes : un exemplaire, même provenance; 2 exemplaires : Nouristan, Bashgultal, 1 100 m, 14-IV-53, ZFMK et ma collection.

Long. 2,8 à 3 mm. Brun de poix à brun jaune, avec en général, les élytres un peu plus clairs et l'abdomen plus foncé, pattes, pièces buccales et antennes jaune testacé à jaune roussâtre. Tête subdiscoïdale, sans les pièces buccales un peu plus large que longue, les angles postérieurs bien arrondis, les yeux assez petits, plus courts que les tempes; surface légèrement déprimée au milieu, tout le dessus densément microréticulé en mailles. Antennes robustes, le second article un peu plus court que le premier, deux fois et demie plus long que large, le 3° égal au second, le 4° à peine plus long que large, le 5° carré, les suivants transverses, augmentant progressivement de largeur, les avant derniers au moins une fois et demie plus larges que longs. Pronotum transverse (35/41), son point de plus grande largeur situé vers le quart antérieur, en ce point distinctement plus large que la tête, assez fortement rétréci en ligne droite vers l'arrière, les angles postérieurs effacés; surface as-

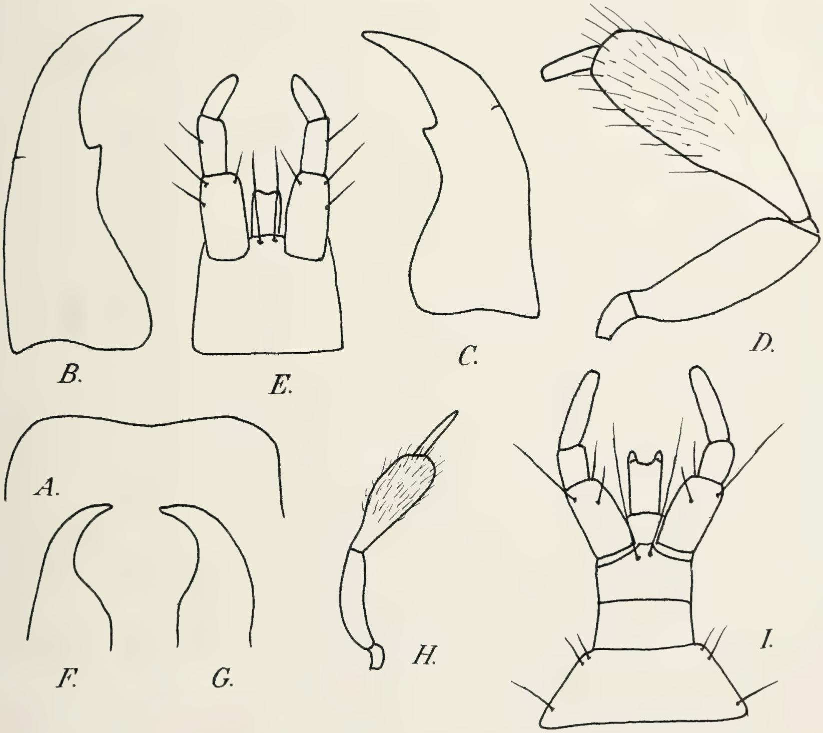


Fig. 3. — A à E: *Pseudapimela klapperichi* n.sp. — A: Labre. — B: Mandibule gauche. — C: Mandibule droite. — D: Palpe maxillaire. — E: Pièces labiales. — F à I: *Aulacogastrata punctiventris* n.sp. — F: Mandibule gauche. — G: Mandibule droite. — H: Palpe maxillaire. — I: Pièces labiales.

sez plate avec, en arrière, une large dépression superficielle; tout le dessus densément microréticulé en mailles comme la tête, sans ponctuation reconnaissable. Elytres transverses (40/55), nettement plus larges que l'avant corps, les épaules bien marquées, les côtés parallèles, surface plate couverte d'une dense microréticulation en mailles plus serrée que celle du pronotum, sans ponctuation reconnaissable. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen parallèle avec les 3 premiers tergites apparents fortement impressionnés en travers à leur base, surface de l'abdomen couverte d'une fine ponctuation serrée en avant, devenant nettement plus éparse en arrière et un peu rugueuse, le fond très légèrement microréticulé.

23. *Atheta (Dimetrota) pernigra* Scheerpeltz, i. l.

Type: Nord Est de l'Afghanistan, Badagschan, Schiva, Hochsteppe 2 900 m, 11-VII-53, J. Klapperich leg., ZFMK.

Long 2,3 mm. Insecte en entier d'un noir profond, avec seulement les tarses un peu plus clairs, noir de poix. Forme large et robuste. Tête, sans les pièces buccales, nettement transverse, les tempes un peu joufflues, sensiblement aussi longues que les yeux; surface faiblement convexe, avec une petite fossette discale superficielle, le dessus brillant, avec une très fine ponctuation éparse à peine distincte dans la fine microréticulation. Antennes à second article environ deux fois et demie plus long que large, un peu plus court que le premier, le 3° aussi long que le second, le 4° un peu plus long que large, le 5° carré, les suivants transverses (les deux derniers articles manquent). Pronotum transverse (30/40), son point de plus grande largeur situé vers le tiers antérieur, en ce point à peine plus large que la tête, faiblement rétréci vers l'arrière, les angles postérieurs complètement effacés; surface avec une nette dépression antéscutellaire, tout le dessus couvert d'une très fine ponctuation éparse, un peu plus visible cependant que celle de la tête, sur un fond finement microréticulé. Elytres transverses (40/55), nettement plus longs et plus larges que le pronotum, les côtés parallèles; surface assez plate, couverte d'une ponctuation râpeuse fine et très serrée. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen parallèle, les 3 premiers tergites apparents impressionnés en travers à leur base, surface de l'abdomen couverte d'une ponctuation râpeuse très éparse, les points surtout visibles par les longues soies brunes auxquels ils donnent naissance, le fond brillant bien que légèrement microréticulé.

24. *Atheta (Acronota) atterimaeformis* Scheerpeltz, i. l.

Type: Nord Est de l'Afghanistan, Badakschan, Sarekanda, 3 600 m; 23-VII-53, J. Klapperich leg., ZFMK.

Long. 2,4 mm. Brun de poix, avec la tête un peu plus foncée, pattes, palpes et antennes brun rouge, le sommet de ces dernières plus foncé, brun de poix.

Tête transverse, les yeux nettement plus longs que les tempes, surface de la tête couverte d'une fine et dense ponctuation sur un fond microréticulé, les points donnant naissance à une pubescence fournie. Antennes à 2° et 3° articles égaux, le 4° un peu plus long que large, le 5° carré, les suivants transverses augmentant progressivement de largeur, les avant derniers environ une fois et demie plus larges que longs. Pronotum transverse (30/45), son point de plus grande largeur situé vers le tiers postérieur, en ce point nettement plus large que la tête, assez fortement rétréci vers l'avant, les angles postérieurs complètement arrondis; surface légèrement déprimée en arrière devant l'écusson, tout le dessus couvert d'une ponctuation serrée peu distincte dans la forte microréticulation du fond. Elytres transverses (35/60), nettement plus longs et plus larges que le pronotum, leur surface couverte d'une ponctuation rugueuse fine et serrée. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen fortement rétréci en arrière, les 3 premiers tergites apparents déprimés à leur base, toute la surface de l'abdomen couverte d'une ponctuation râpeuse plus grosse et beaucoup moins serrée que celle du pronotum, bien apparente sur un fond brillant bien que légèrement microréticulé.

25. *Gnypeta klapperichi* Scheerpeltz, i. l.

Type: un ♂, Afghanistan, Nouristan, Bashgultal, 1 100 m, 14-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK.

Long. 3,5 mm. Corps en entier d'un noir profond, pattes, brun de poix, avec les tarses jaune brunâtre, pièces buccales et antennes brunes. Tête subdiscoïdale, sans les pièces buccales légèrement plus large que longue, les angles postérieurs complètement effacés, les yeux légèrement moins longs que les tempes mesurées jusqu'au cou; surface largement mais peu profondément déprimée sur le disque, tout le dessus couvert d'une dense microréticulation et d'une ponctuation superficielle assez serrée, à peine distincte. Antennes longues et grêles, le 2° article presque aussi long que le 1°, le 3° une fois et quart plus long que le second, les 4° et 5° à peine moins longs que le second, les suivants diminuant progressivement de longueur et augmentant un peu d'épaisseur, les avant derniers encore une fois et demie plus longs que larges, le 11° deux fois plus long que large. Pronotum subtrapézoïdal transverse (40/50), son point de plus grande largeur situé vers le quart antérieur, en ce point, nettement plus large que la tête, rétréci en ligne droite vers l'arrière, les angles postérieurs marqués bien qu'arrondis au sommet, surface assez plate, avec une légère dépression anté-scutellaire, tout le dessus couvert d'une dense microréticulation et d'une très légère ponctuation superficielle à peine distincte. Elytres transverses (60/75), nettement plus longs et plus larges que le pronotum, leur surface densément microréticulée comme l'avant corps, avec une vague ponctuation superficielle à peine distincte. Ailes membraneuses bien développées, abdomen avec les 3 premiers tergites impressionnés à leur base, surface de l'abdomen couverte d'une ponctuation assez serrée, un peu rugueuse, sur un fond légèrement microréticulé, assez brillant.

26. *Mimacrotona klapperichi* Scheerpeltz, i. l.

Type: une ♀, Afghanistan, Nouristan, Bashgultal, 1200 m, 30-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratype: un ♂ (mutilé), même provenance, 1100 m, ZFMK.

Tête et abdomen noirs à noir de poix, pronotum et élytres jaune rouge, pattes jaunes, pièces buccales et antennes jaune brun. Tête subdiscoïdale, sans les pièces buccales légèrement plus large que longue, les tempes complètement arrondies, mesurées jusqu'au cou légèrement plus longues que les yeux; surface de la tête finement et éparsement ponctuée latéralement et en arrière, presque imponctuée sur le disque et en avant, le fond brillant, bien que très légèrement microréticulé. Antennes à 2° et 3° articles sensiblement égaux au 1°, le 4° carré, les suivants transverses augmentant faiblement de largeur, les avant derniers environ une fois 1/4 plus larges que longs. Pronotum transverse (35/45), son point de plus grande largeur situé à peu près au milieu, en ce point, nettement plus large que la tête, à partir de ce point, faiblement rétréci vers l'arrière et un peu plus fortement vers l'avant, les angles postérieurs totalement effacés; surface faiblement convexe, sans dépression médiane ou anté-scutellaire, tout le dessus couvert d'une ponctuation assez serrée, les points nettement plus gros que ceux de la tête, le fond brillant bien que légèrement microréticulé. Elytres transverses (37/55), un peu plus longs et plus larges que le pronotum, leur surface couverte d'une ponctuation assez serrée, bien visible, nettement plus grosse et plus dense que celle du pronotum, sur un fond brillant bien que très légèrement microréticulé. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen avec les deux premiers tergites assez fortement déprimés à leur base, le 3° beaucoup plus légèrement, le bord postérieur des premiers tergites et toute la surface des tergites postérieurs avec une ponctuation assez fine et peu serrée, mais cependant très visible sur un fond lisse et brillant.

27. *Aleochara (Heterochara) afghanica* Coiffait, 1978 = *afghanica* Scheerpeltz, i. l.

28. *Aleochara (Polychara) subinconspicua* Scheerpeltz, i. l.

Type: Afghanistan, Nouristan, Kamdesch, 2 200 m, 28-IV-53, J. Klapperich leg., ZFMK; paratype: un exemplaire (mutilé), même provenance, 2 000 m, ZFMK.

Long. 3 mm. Noir avec les élytres et la base de l'abdomen noir de poix, pattes jaunes, pièces buccales et antennes jaune brun. Tête subdiscoïdale, sans les pièces buccales, sensiblement aussi longue que large, surface couverte d'une fine ponctuation éparse, peu visible, sur un fond finement microréticulé. Antennes à 2° et 3° articles sensiblement égaux, à peine plus courts que le premier, le 4° légèrement plus long que large, les suivants transverses, les avant derniers environ deux fois plus larges que longs. Pronotum transverse (20/26), nettement plus large que la tête, son point de plus grande largeur situé un peu en arrière du milieu, un peu plus fortement rétréci vers l'avant que vers l'arrière, les angles postérieurs complètement arrondis. Surface faiblement convexe, sans dépression anté-scutellaire, tout le dessus couvert d'une ponctuation très superficielle, peu serrée, à peine distincte dans la fine microréticulation du fond. Elytres transverses (25/32), nettement plus longs et plus larges que le pronotum, leur surface couverte d'une ponctuation bien visible, plus grosse et un peu plus dense que celle du pronotum, les points séparés par des intervalles en moyenne pas ou peu supérieurs à leur diamètre, le fond légèrement microréticulé. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen avec les 3 premiers tergites nettement impressionnés en travers à leur base, ponctuation de l'abdomen fine, beaucoup moins grosse et moins serrée que celle des élytres, le fond lisse et brillant.

Zusammenfassung

Neue afghanische Staphyliniden aus dem Museum A. Koenig in Bonn

Eine Ausbeute von Staphyliniden, die von J. Klapperich in Afghanistan gesammelt wurde und sich jetzt im Besitz des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig (ZFMK) in Bonn befindet, wurde von O. Scheerpeltz bearbeitet, das daraus resultierende Manuskript blieb aber unveröffentlicht. Scheerpeltz unterschied 2 neue Gattungen und 28 neue Arten, darunter 4, die inzwischen an anderer Stelle (Scheerpeltz 1960 b, Coiffait 1978) beschrieben worden sind.

Die verbleibenden neuen Taxa (2 Gattungen, 24 Arten) werden unter den Namen beschrieben, die ihnen Scheerpeltz in litteris zugeteilt hat. Die 4 inzwischen publizierten Arten (Nr. 2, 10, 15 und 27) werden mit ihren verfügbaren und in-litteris-Namen aufgeführt.

Bibliographie consultée

Cameron, M. (1930–1939): Staphylinidae. — In: Fauna of British India, vol. 1–4.

Coiffait, H. (1978): Staphylinides du Nouristan. — Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 14 (4): 551–569.

Scheerpeltz, O. (1960 a): Die von Prof. Dr. A. Gilli während seines Aufenthaltes in Afghanistan 1949–1951 aufgesammelten Staphyliniden. — Kol. Rundsch. 37–38: 67–81.

— (1960 b): The third Danish expedition to Central Asia: Staphylinidae aus Afghanistan. — Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. 123: 33–50.

Adresse de l'auteur: Dr. H. Coiffait, Laboratoire de Zoologie de l'Université Paul Sabatier, 118, Route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex.

Buchbesprechungen

Aeschbacher, A. (1978): Das Brunftverhalten des Alpensteinwildes. 88 S., 33 Abb., 5 Tab. Rentsch, Erlenbach-Zürich & Konstanz.

Verf. beschreibt das Brunftverhalten des Alpensteinwildes in einer Gruppe im Wildpark Langenberg bei Zürich und einer freilebenden Population im Oberengadin. Das Ziel der Arbeit war vor allem, das Werbeverhalten der Böcke und das reaktive Verhalten der Geißen zu untermauern. Außerdem wurde gefragt, ob die erwachsenen Böcke sich während der Brunft territorial verhalten. Zunächst wird das Untersuchungsgebiet beschrieben und die zum Studium anstehenden Populationen im Hinblick auf das Alter, Geschlecht, Verteilung im Gelände sowie die Ortsveränderungen im Tages- und Jahresablauf analysiert. Nach Beschreibung der Beobachtungstechnik wird der ökologische Rahmen der Brunft umrissen. Es folgen das Ethogramm der Böcke in alpabetischer Reihenfolge in Wort und Bild sowie eine qualitative Beschreibung des Werbeverhaltens der Böcke und des reaktiven Verhaltens der Geißen. Die Bedeutung der Rangordnung während der Brunft, das Begleitverhalten von Böcken und Geißen sowie das Werbeverhalten der Böcke und das reaktive Verhalten der Geißen und die Kopulation werden quantitativ analysiert und qualitativ beschrieben. Die Studie schließt mit einer vergleichenden Betrachtung der Steinwildbrunft mit jenen amerikanischer Wildschafe, Gemsen und Schneeziegen. Insgesamt ist diese jahrelang durchgeführte Verhaltensanalyse eine wertvolle Bereicherung der ethologischen Kenntnisse über das Fortpflanzungsverhalten des Alpensteinwildes.

G. Nobis

Albrecht, G. H. (1978): The craniofacial morphology of the Sulawesi macaques — Multivariate approaches to biological problems. — Contributions to Primatology, Vol. 13. VIII + 151 pp., 62 fig., 16 tab. Karger, Basel & New York.

Die Phylogenese und Taxonomie der Makaken von Sulawesi (Celebes) ist besonders interessant, da die morphologischen Unterschiede zwischen den auf dieser einen Insel lebenden Formen ebenso groß sind wie die zwischen allen übrigen 12 *Macaca* -Arten, deren Verbreitungsgebiet sich — außer dem isolierten Vorkommen einer Art in Nordwest-Afrika — von Indien und Tibet über China nach Japan sowie über Hinterindien und die malayische Halbinsel zu den Sunda-Inseln und den Philippinen erstreckt.

Der Autor maß für diese Untersuchung sämtliches bekannte Museums-Material an Schädeln von Sulawesi-Makaken durch; nur Schädel adulter Tiere aus dem Freiland mit eindeutiger Herkunftsbezeichnung wurden dabei berücksichtigt. Mit Hilfe umfangreicher statistischer Verfahren gelangt er zu dem Schluß, daß sich aufgrund der bewerteten 24 Schädelmaße 7 allopatrische Makaken-Formen (*brunnescens, hecki, maura, nigra, nigrescens, ochreata, tonkeana*) eindeutig trennen lassen; intermediäre Formen treten nicht auf. Unterschiede in äußerlichen Merkmalen (u. a. Fellfärbung, Form der Gesäßschwielen) unterstützen diesen Befund. Allen Formen kommt somit Artstatus zu; ihre Zuordnung zum Genus *Macaca* wird diskutiert. Der mögliche stammengeschichtliche Verlauf und Ursachen der Radiation der Makaken auf Sulawesi werden ebenso erörtert wie die Beziehung dieser Arten zu den übrigen der Gattung *Macaca*.

Die Veröffentlichung besticht durch ihre methodische Sorgfalt und eingehende Diskussion alternativer Deutungsmöglichkeiten der vorgelegten Befunde. Andererseits zeigt sie aber auch, daß noch so aufwendige vergleichend-morphologische Untersuchungen im Problemkreis der Radiation der Sulawesi-Makaken keine wesentlichen weiterführenden Aufschlüsse mehr bieten können. So gibt es nach neuesten

Freilandbeobachtungen, die der Autor noch kurz in einer Fußnote anführen konnte, doch Arten, deren Verbreitungsgebiete sich teilweise überlappen, und andere, bei denen sie direkt aneinander grenzen. Die Klärung derjenigen Verhaltensmechanismen, die unter diesen Bedingungen Hybridisierungen zwischen den Formen verhindern (oder doch zulassen?), dürfte auch für das Verständnis der Stammesgeschichte der Sulawesi-Makaken ganz wesentlich sein. G. Peters

Anand Kumar, T. C. (Herausgeber) (1980): Non-human primate models for study of human reproduction: Satellite symposium to the 7th Congress of the International Primatological Society on relevance of researches on nun-human primates to the understanding of human reproduction, Bangalore, January 1979. 232 S. Karger, Basel & New York.

Der Band enthält 25 Vorträge: drei Vorträge behandeln die Haltung und Zucht von Makaken, 15 Vorträge Aspekte der Fortpflanzungsbiologie verschiedener Affenarten, und weitere 7 Vorträge Erfahrungen mit chemischen Verhütungsmitteln und Regulation der Fortpflanzung bei Primaten. Der erklärte Zweck dieser Arbeiten ist die Entwicklung und Testung neuer Kontrazeptiva an nichtmenschlichen Primaten für den menschlichen Gebrauch. Der Band ist daher in erster Linie für Mediziner von Interesse, er enthält aber auch neue Informationen für Tiergärtner und Zoologen. R. Hutterer

Angst, W. (1980): Aggression bei Affen und Menschen. 190 S., 15 Abb., 3 Tab. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

In der umfangreichen und heftig kontroversen Literatur zum Thema Aggression bei Tieren und Menschen zeichnet sich dieses Buch wohltuend dadurch aus, daß es jede Polemik vermeidet. Angst beschreibt anhand seiner eigenen jahrelangen Beobachtungen an Javaneraffen (*Macaca fascicularis*) im Zoo und im Freiland das Repertoire aggressiver Verhaltensweisen bei dieser Art und entwickelt vor diesem Hintergrund seine weiterführenden Vorstellungen. Nach einer allgemeinen Definition von Aggression geht er auf die verschiedenen Aspekte derartigen Verhaltens ein. Auslösung und Ablauf aggressiver Verhaltensweisen stellt er im Rahmen ethologischer Modellvorstellungen dar und beschreibt die zugrundeliegenden physiologischen Mechanismen. Recht eingehend widmet sich der Autor dann der stammesgeschichtlichen Entstehung aggressiven Verhaltens und seiner Funktion, wobei er im wesentlichen auf Modelle und Theorien der Soziobiologie zurückgreift. In den anschließenden Ausführungen zur Ontogenese aggressiven Verhaltens versucht Angst, den Einfluß von Vererbung und Erfahrung auf derartiges Verhalten einzugrenzen. Dies leitet direkt über zu einer Auseinandersetzung mit den verschiedenen generellen Hypothesen zur Auslösung und stammesgeschichtlichen Entstehung von Aggression, wo es weiterhin beispielsweise zwischen Lernpsychologie und Ethologie kaum zu überbrückende Meinungsunterschiede gibt. Angst versucht hier, unvoreingenommen die verschiedenen Denkmodelle darzulegen und anhand von Beobachtungen zum Verhalten von Tieren und Menschen aufzuzeigen, wie weit diese Hypothesen in der Lage sind, die Zusammenhänge zu erklären. Den Schluß des Buches bildet eine Beschreibung von Verhaltensstrategien, die besonders beim Menschen geeignet erscheinen, Aggression zu kontrollieren.

Man kann über einige Vorstellungen, die Angst vertritt, durchaus anderer Auffassung sein, insgesamt ist aber seine ausgewogene Darstellung der Sachverhalte zu begrüßen.

Bei einer Neuauflage des Buches sollten einige sinnentstellende Druckfehler berichtigt werden. Auch wünscht man sich, daß der Autor auf einige Gesichtspunkte näher eingeht. So fehlt jegliche Aussage zur stammesgeschichtlichen Entstehung aggressiven Verhaltens, das ein Individuum gegen sich selbst richtet, obgleich dieses Phänomen ausdrücklich mit in die Definition derartigen Verhaltens einbezogen ist. Wenn, wie hier geschehen, beim Menschen auch sprachliche Aggression unter die gegebene Definition fallen soll, muß man sicherlich einiges mehr dazu ausführen als in diesem Buch geschehen. Es gibt noch einige ähnliche Gesichtspunkte, die sich aus der gewählten Definition aggressiven Verhaltens ergeben.

Dem Buch ist außer bei Vertretern der direkt betroffenen Fachgebiete eine weite Verbreitung vor allen Dingen bei Pädagogen und solchen Personen zu wünschen, deren öffentlich geäußerte Auffassungen zum Thema Aggression meinungsbildend wirken — oft ohne die nötige Fundierung durch Sachkenntnis. G. Peters

Castagnolo, L., D. Franchini & F. Giusti (1980): Bivalvi (Bivalvia). Vol. 10 in: Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 64 S., 30 (mehrteilige) Abb. Consiglio nazionale delle ricerche. Valdonega, Verona.

Eine Arbeitsgruppe der Italienischen Malakologischen Gesellschaft hat nach den beiden Gastropodenbändchen (7 und 8 dieser Reihe) (vergl. Bonn. zool. Beitr. 31, 403–404) eine Bestimmungshilfe aller italienischen Süßwassermuscheln vorgelegt. Bei der einleitenden Diagnose der Gruppe könnte man sich an der arg conchyliologisch ausgerichteten Formulierung stoßen: Zuerst besprechen die Autoren die Schale, dann anstelle des Muschelkörpers einen „Viszeralsack mit Fuß". Dies findet allerdings eine Parallele in den Schalenmerkmalen, die als für das Erkennen wichtig herausgestellt werden. Der Unterschied zu den Süßwasserschnecken mit überwiegenden Weichkörpermerkmalen ist also umso auffälliger. — Faunistisch interessant ist, daß dieselben vier Familien wie in Mitteleuropa auch auf der Apenninenhalbinsel auftreten. Im einzelnen kommen die folgenden Arten vor: Unionidae — *Unio elongatulus, Anodonta cygnea, Microcondylaea compressa* (unter diesem Namen verbirgt sich die bis vor einigen Jahren, z. B. in Stresemanns Exkursionsfauna, *Pseudanodonta complanata* genannte Art); Sphaeriidae — *Sphaerium corneum, Musculium lacustre* ; Pisidiidae — Gattung *Pisidium* mit etwa 15 Arten; Dreissenidae — *Dreissena polymorpha* . Die letzte Art wurde erst 1969 erstmals als eingeschleppt im Gardasee gemeldet und hat seither eine explosionsartige Verbreitung über das Flußnetz der Einzugsgebiete von Mincio, Etsch und Po erfahren. Es waren offenbar vorwiegend deutsche Bootsbesitzer, die die unerwünschten Neubürger aus Mitteleuroa eingeschleppt hatten. F. Krapp

Dierl, W. (1981): Schmetterlinge: unsere Tag- und Nachtfalter nach Farbfotos bestimmen. 128 S., 152 Farbfotos. BLV, München, Wien & Zürich.

Schmetterlinge gehören zu den ästhetischen Insekten, farbenfroh, formschön und ungefährlich. Dies sind Gründe, daß sie zu den Lieblingstieren des Menschen zählen, zumindest seine Aufmerksamkeit und sein Interesse besonders erregen. Leider gehören sie heute auch zu den Tieren, die durch die Zerstörung von Naturräumen und den Einsatz von Chemikalien aller Art in der Natur stark gefährdet sind, in nicht seltenen Fällen sogar vom Aussterben bedroht sind. Auf diese Tatsache wird in der Einleitung hingewiesen, was ebenso angenehm auffällt wie ein Appell an die Leser, die Tiere zu beobachten, sie weniger zu sammeln.

Auf 152 brillanten Farbfotos werden die bekanntesten Arten unserer einheimischen Tag- und Nachtfalter vorgestellt. Zwar zeigen Fotos nicht immer alle für die Bestimmung wichtigen Merkmale, doch vermitteln sie einen lebendigen Eindruck, das Tier ist so gezeigt, wie der Beobachter es in der Natur findet. Wesentliche Merkmale, die das Foto nicht zeigt, sind in den Beschreibungen der einzelnen Arten aufgeführt. Angaben über Vorkommen, Nahrung, Entwicklung und Lebensweise informieren den Leser über weitere Charakteristika aller vorgestellten Arten.

Nach einer kurzen Einweisung in den Körperbau widmet der Autor der Entwicklung der Schmetterlinge wieder größere Aufmerksamkeit. Eine Serie von Farbtafeln verdeutlicht die Beschreibung der verschiedenen Stadien über Ei, Raupe, deren Häutungen, Puppe und Imago. Gerade dieses Kapitel ist zu begrüßen, wird doch der Tatsache, daß die Raupe nichts anderes ist als ein unfertiger Schmetterling, viel zu wenig Verständnis entgegengebracht: Wenn der Schmetterling geschützt ist, trifft dies auch für sein Jugendstadium zu — auch wenn er in dieser Zeit nicht so hübsch ist!

Der BLV-Naturführer „Schmetterlinge" bringt eine Menge Informationen, der interessierte Naturfreund findet eine gute Auskunft über die einheimische Falterfauna — die beispielhaften Farbfotos verdienen besonderes Lob und zeigen eine Alternative für den Sammler.

H.-E. Back

Frisch, K. von (1980): Fünf Häuser am See. Der Brunnwinkl — Werden und Wesen eines Sommersitzes. 180 S., 42 Abb. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

In einer etwas nostalgisch anmutenden äußeren Aufmachung ist ein Buch erschienen, in dem der berühmte Autor und Nobelpreisträger einen Rückblick auf 100 Jahre Familiengeschichte veröffentlicht. Der Anlaß zu diesem Buch ist der 1982 bevorstehende 100. Gründungstag des „Brunnwinkls". Der Name bezeichnet eine kleine Zahl von Häusern am Wolfgangsee, von denen die Eltern des Autors eines kauften und hier ihren Sommersitz einrichteten. Durch Zukäufe und Erweiterungen entsteht eine Sommerresidenz für die Mitglieder und Freunde der Familie von Frisch in einer fast unberührten Landschaft. Vor diesem Hintergrund einer kleinen, heilen Welt schildert der Autor das Familienleben, und der Leser erfährt vieles über den Wandel der Zeiten und Generationen. Manches mag typisch erscheinen, doch wird immer wieder deutlich, daß nur der besonders enge Zusammenhalt und die schöpferische Kraft einer Familie das Wesen des Brunnwinkls über fünf Generationen ausbilden und erhalten konnte.

Der Biologe wird mit Freude die zoologischen Forschungen des Autors, die er zu einem Teil im Brunnwinkl durchführte, von einer ganz anderen, privaten Seite her beleuchtet finden. In erzählender Form werden u. a. die wichtigsten Schritte bei der Untersuchung der Bienensprache erläutert, doch fügen sich die Abschnitte organisch in das Gesamtkonzept einer Orts- und Familienchronik ein.

Kl.-R. Hasenkamp

Gatter, W. (1981): Insektenwanderungen. Neues zum Wanderverhalten der Insekten. Über die Voraussetzungen des westpaläarktischen Migrationssystems. 94 S., 20 Abb. Kilda, Greven.

„Die Erkenntnis, daß sich neben Zugvögeln auch Wanderinsekten auf ihren Flügen einer Vielzahl ineinandergreifender Windsysteme gegenüberstehen", hat den Verfasser nach jahrelangen planmäßigen Beobachtungen der Insektenwanderungen an der von ihm ins Leben gerufenen Station Randecker Maar auf der Schwäbischen Alb (772 m ü. NN) sowie mehreren Reisen in die Sahara und deren Randgebiete veranlaßt, eine „Neuordnung der Migrationsformen" zu versuchen.

Die an „kritische Tier- und Naturbeobachter" gerichtete Schrift gliedert sich in die Kapitel: Meteorologische Voraussetzungen für transkontinentale Insektenwanderungen im westpaläarktischen Raum; Formen der Insektenwanderungen; Grundlagenforschung zum Migrationsverhalten; Saisonwanderverhalten; Vergleich der Vogelzug- und Insektenwanderungen. Es werden drei Migrationstypen unterschieden: 1. Anemomigration (Passive Verfrachtung flugbereiter Insekten durch den Wind ohne Richtungsorientierung), 2. Dismigration (Endogen und exogen ausgelöste aktive Zerstreuungswanderungen ohne bzw. mit nur indirekter Richtungsorientierung), 3. Migration (Richtungsorientierte Wanderung). Auf die Wanderungen aquatiler und erdgebundener Insekten geht die Schrift nicht ein. Ausführlich werden hingegen die Beziehungen zwischen Diapause sowie Generationenfolge und dem Wanderverhalten von Lepidopteren erörtert.

Eine Neugliederung des Wanderverhaltens der Insekten setzt die Berücksichtigung der einschlägigen Literatur voraus. Leider trifft dies für die vorliegende Publikation nicht zu. Man gewinnt vielmehr den Eindruck, der Verfasser wende sich in erster Linie an Mitarbeiter der „Deutschen Forschungszentrale für Schmetterlingswanderungen", denn für den Kenner der englischen Literatur bringt sie kaum neue Erkenntnisse. So wissen wir bereits seit den Arbeiten von Glick (1939) und Johnson (1969), daß bei bestimmten Wetterlagen enorme Mengen kleiner Insekten in hohen Luftschichten transportiert werden können. Glick, der für seine Untersuchungen in den USA an Flugzeugen montierte Luftfallen verwendete, konnte das Artenspektrum des Luftplanktons für die verschiedenen Höhenstufen quantitativ erfassen, und nach Johnsons Untersuchungen in England, die er mittels an Ballonen in verschiedenen Höhen angebrachter Saugfallen durchführte, können in blattlausreichen Jahren *Aphis* -Arten in ungeheurer Individuenzahl mit Luftströmungen verfrachtet werden. Daß sie dabei zu einer willkommenen Beute für Schwalben und Segler werden, liegt auf der Hand. Aber Johnson wies auch nach, daß es große Unterschiede in der Zahl der Blattläuse während des Tages gibt. Die Maxima liegen einmal vormittags und dann wieder nachmittags. Bei Anbruch der Dunkelheit sind zumindest die niedrigen Luftschichten blattlausleer. Schon dieses Absinken der Blattlauszahl während der Mittagstunden deutet an, daß das Gros der Migranten nur einige Stunden unterwegs ist. Von diesen Ergebnissen phytopathologischer Forschung erfährt der Leser nichts.

Wenn der Verfasser an anderer Stelle mitteilt, am „Randecker Maar sind Insekten aus weiten Teilen Europas und Nordafrikas zu erwarten" (p. 30), und wenn er „die Sahara als Migrationsherd für europäische Wanderfalter" bezeichnet (p. 80), so ist dies eine Hypothese, der man entgegenhalten muß, daß viele unserer aus dem Süden zufliegenden Wanderinsekten bereits in den Randgebieten des Mittelmeerraumes, also sowohl in den Küstenbereichen Südeuropas als auch Nordafrikas, ganzjährig Existenzbedingungen vorfinden. Es läge daher nahe, zunächst einmal diesen Raum als Ausgangsgebiet für Zuwanderungen unserer bekannten Wanderfalter nach Mitteleuropa in Betracht zu ziehen und entsprechende Freilandversuche einzuleiten, wie dies Urquhart mit seiner Schule seit vielen Jahren in Nordamerika zur Erforschung des Monarchfalters (*Danaus plexippus*) macht. Bisher hat man nur in einigen Fällen transkontinentale Insektenwanderungen nach West- und Nordeuropa nachweisen können, deren Urspünge mit einiger Sicherheit südlich des Mittelmeerraumes liegen.

Der Monarchfalter wird gern als Musterbeispiel für weitreichende Saisonwanderungen herangezogen. Über ihn berichtet der Verfasser, daß die überwinternde Generation „von Kanada bis ins mexikanische Winterquartier und wieder zurück insgesamt 4 000 Meilen zurücklegen kann" (p. 7). Demgegenüber kommt Urquhart 1979 zu dem Ergebnis, daß es die Nachkommen der im Februar–März von ihren Überwinterungsquartieren abfliegenden Migranten sind, die ab Ende Juni–Anfang Juli nach Kanada einwandern.

Vom Distelfalter (*Cynthia cardui*) als ebenfalls richtungsorientiertem Saisonwanderer erfahren wir, daß nur ein von Jahr zu Jahr wechselnd großer Teil „unterschiedlich weit nach Norden" wandert und dort zur Eiablage kommt und diese Nachkommen „zu einem mehr oder weniger großen Prozentsatz in die Ausgangsgebiete" zurückwandern. Auch diese Aussage ist eine Vermutung; durch Wiederfunde belegt ist sie nicht. Die Tatsache, daß besonders im Spätsommer Rückflüge des Distelfalters in südlicher Richtung stattfinden, sagt nichts über die Reichweite dieser Züge aus. Hier kann nur das Experiment mit markierten Faltern weiterhelfen. Das gilt ebenso für die innerhalb des mitteleuropäischen Raumes wandernden Tagfalter. Es wäre wünschenswert, wenn die Wanderfalterforscher am Randecker Maar Markierungsexperimente mehr als bisher in ihr Arbeitsprogramm aufnehmen würden.

H. Roer

Haensch, G., & G. Haberkamp de Antón (1981): Wörterbuch der Biologie. Englisch — Deutsch — Französisch — Spanisch. 2., neubearbeitete und erweiterte Auflage. XII + 680 S. BLV, München, Wien & Zürich.

Um 200 Seiten und 2 800 Stichwörter erweitert ist dieses hilfreiche Nachschlagewerk jetzt in der zweiten Auflage erschienen. 12 800 Fachausdrücke in Englisch, Deutsch, Französisch und Spanisch erleichtern dem Benutzer die korrekte Übersetzung wissenschaftlicher Texte, zumal auch Worte aufgenommen wurden, die landessprachlich eigenständig sind, also nicht streng zur wissenschaftlichen Terminologie im engeren Sinne gehören.

Der erste Teil des Wörterbuchs enthält auf Doppelseiten in alphabetischer Reihenfolge die englischen Begriffe mit ihren Übersetzungen in die drei anderen Sprachen. Häufig sind sogar mehrere Synonyme aufgeführt. Wenn ein englischer Begriff mehrere Bedeutungen haben kann, wird auf präzisere Bezeichnungen weiterverwiesen. Dabei ist das jeweilige Fachgebiet der Biologie durch eine Abkürzung angegeben.

Der zweite Teil umfaßt ein dreisprachiges Register. Ausgehend vom Deutschen, Französischen oder Spanischen sucht man für das in Frage stehende Wort hier die Zeilennummer, unter der im ersten Buchteil die Äquivalente zusammengestellt sind. Diese Handhabung erweist sich als einfach und schnell.

Der Druck ist korrekt und die Verarbeitung des gesamten Buches sorgfältig erfolgt. Es entspricht damit allen Anforderungen, die man an ein solches Werk stellt.

Kl.-R. Hasenkamp

Jarman, M. V. (1979): Impala social behaviour — territory, hierarchy, mating, and the use of space. 93 S., 32 Abb., 15 Tab. Fortschritte der Verhaltensforschung. Parey, Berlin & Hamburg.

Verfasserin studierte das Sozialverhalten der Schwarzfersenantilopen oder Impalas in zwei Beobachtungsgebieten der Serengeti, von einem Basiscamp in der Nähe eines Hippo-pools aus, das inzwischen aufgelassen wurde. In Freilandbeobachtungen verfolgte sie im Jahresablauf das Territorialverhalten von Männchen und Weibchen. Im einzelnen richtete sie ihr Augenmerk auf die jahreszeitlich bedingte Anzahl und den Wandel der Territorien, das Männchen-Territorium, das Verhalten starker territorialer Männchen, ihre Territoriumsmarkierung und -verteidigung sowie ihr Verhältnis zu territoriumslosen Männchen, auf die Verteilung von Jungmännchen aus der Herde im Alter von 4–9 Monaten, die Wohngebiete der Weibchen und auf das Verhältnis der Weibchen zu den territorialen Männchen. Im Paarungszeremoniell wurde kein fester Ablauf des Verhaltens beobachtet. Das Setzen von Jungtieren erfolgt, im Gegensatz zum südlichen Afrika, das ganze Jahr über; saisonbedingte Maxima wurden dabei festgestellt. Insgesamt vervollständigt diese Studie unser Wissen um die Biologie dieser eleganten Antilopenart.

G. Nobis

Kaestner, A. (1980): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band 1: Wirbellose Tiere, herausgegeben von H.-E. Gruner, 1. Teil: Einführung, Protozoa, Placozoa, Porifera, bearbeitet von K. G. Grell, H.-E. Gruner & E. F. Kilian. 4., völlig neu bearbeitete Auflage. 318 S., 115 Abb., 5 Tafeln. Fischer, Jena; für Westdeutschland: Fischer, Stuttgart & New York.

Nach dem Tode von Alfred Kaestner im Jahr1971 wurde die Bearbeitung einzelner Teile des bestens eingeführten Lehrbuchs auf verschiedene Spezialisten aufgeteilt. Dies und zahlreiche neue Befunde der vergangenen elf Jahre hatten zur Folge, daß der nun vorliegende Band zwar in den Zielen und im Aufbau dem ursprünglichen Lehrbuch folgt, inhaltlich aber völlig neu gestaltet ist. So wurde fast keine Abbildung unverändert aus der 3. Auflage übernommen, der Umfang auf weit über das Doppelte vermehrt, der Stamm Mesozoa aus dem Anfangsteil entfernt und an seine Stelle der der Placozoa gesetzt. Erweitert wurde in erster Linie die nun von Gruner verfaßte Einführung in die Methoden und Ergebnisse der Systematik mit einer Begründung der zur Zeit befolgten Großklassifikation (etwa 140 gegenüber früher 20 S.). Diese Ausweitung ist sehr zu begrüßen, zeigt sie doch eindringlich, wie weit sich das Gebiet heute zu einer in sich geschlossenen Wissenschaft fortentwickelt hat, die vor allem dank der Einführung von Hennigs Prinzip reproduzierbare und objektive Folgerungen über stammesgeschichtliche Beziehungen ermöglicht. Wichtig ist auch die gründliche Diskussion der Hypothesen über die frühe Evolution der Tiere, in der vielleicht nur der Wiedergabe einiger allzu spekulativer Vorstellungen zur Metazoenentstehung zu viel Raum gegeben wurde.

Für die Behandlung der drei ersten Stämme hat der Verlag zwei ausgezeichnete Kenner gewonnen. Obwohl das Wissen über Protozoen und Schwämme stark zugenommen hat, erweckt der Vergleich zwischen der alten und der neuen Darstellung den Eindruck, als sei vieles einfacher und klarer geworden. Das Elektronenmikroskop hat vor allem für den morphologischen Vergleich der Protozoen gewaltige Fortschritte gebracht, so besonders bei den lichtoptisch wenig differenzierten Sporozoen. Die Arten sind jetzt größer und klarer abgebildet, manchmal auf Kosten der Formenvielfalt. Manches ehemals aktuelle Thema wie das über die Paarungstypen der Ciliaten ist jetzt kürzer abgehandelt. Der Text wurde übersichtlicher und einheitlicher gegliedert. Sehr selten nur bleiben Wünsche offen. So sollte gegenüber dem Einwand, Biospezies würden doch nur morphologisch beschrieben, der von Simpson betonte Unterschied zwischen der Abgrenzung von Arten und dem Erkennen der Artzugehörigkeit von Individuen deutlicher erklärt werden (S. 36). S. 271 erfährt man zwar, daß kleine Schwämme ihren Ort wechseln können, nicht aber, wie sie das bewerkstelligen.

Insgesamt darf man ohne Übertreibung feststellen, daß diese Neuauflage, die in Wirklichkeit eine Neuschöpfung darstellt, als Meilenstein unter den Lehrbüchern der speziellen Zoologie anzusehen ist. An deutschsprachigen Universitäten dürfte sie in den kommenden Jahren die Grundlage sein, zumal sie mit auch äußerlich hoher Qualität einen vergleichsweise geringen Preis verbindet. J. Niethammer

Kübelböck, G., & E. Meyer (1981): VI. Abundanz und Biomasse der Oligochaeta (Lumbricidae, Enchytraeidae). Veröffentlichungen der Universität Innsbruck 130. Alpin-Biologische Studien, geleitet von H. Janetschek, XV. 55 S., 12 Abb., 9 Tab. Universität Innsbruck.

Intensiv wurden die Oligochaeten einer Mähwiese bei 1 960 m NN und eines Curvuletums bei 2 600 m NN in den Ötztaler Alpen mit verschiedenen Fangmethoden über zwei Sommer (Mai bis Oktober) untersucht, extensiv auch die Oligochaeten anderer Standorte aus ähnlichen Hochlagen. Auf der Mähwiese wurden etwa 130 Lumbriciden/m^2 (etwa 41 g Biomasse) mit den Arten *Octolasium lacteum, Lumbricus* *rubellus, Dendrobaena octaedra* und *D. rubida* gefunden. Das Curvuletum war frei von Lumbriciden und ergab nur etwa 1 200 Enchytraeiden/m^2 (die Mähwiese dagegen etwa 5 000/m^2). Verfolgt wurden auch Häufigkeit und Größenzusammensetzung während der Sommermonate. In Verbindung mit Klima- und Bodendaten und einer guten Literaturübersicht bildet die Arbeit einen nützlichen Beitrag zur Produktionsbiologie, der hier bei den verschiedensten Fragestellungen willkommen sein dürfte. J. Niethammer

Kuhlemann, P. (1979): Ethnologische und zoologische Irrtümer in der Archäologie. Teil I: Bemerkungen über Jagd, Mythologie und Kunst in der Steinzeit. Mit einem Geleitwort von A. Rust. 80 S., 28 Bildtafeln, 3 Fotos, 3 Karten. Kurth, Barmstedt.

Wie sehr "Irren menschlich" ist, gerade auch bei wissenschaftlicher Forschung, verdeutlicht – wieder einmal – dieser knapp gehaltene Beitrag eines Mannes, der seit Jahrzehnten als Zoologe/Ökologe, Archäologe/Vorgeschichtler, Naturschützer, Dermoplastiker, Maler und Graphiker tätig und wohlbekannt ist. Mit seinem durch Forschungsreisen in Grönland und im Mittelmeerraum geschärften kritischen Blick deckt er im gängigen fachlichen und sonstigen Schrifttum manchen schwerwiegenden Irrtum, nicht wenige Fehlschlüsse oder Widersprüche und nicht zuletzt auch gravierende Lücken auf, unter Einschaltung von 28 ausgewählten Schwarzweißtafeln mit ausführlichen Legenden. Auch Beispiele des ganz unterschiedlichen Verhaltens jeweils betroffener Sachkenner werden aufgezeigt, z. B. das einsichtsvolle „Mea culpa d'un sceptique" Cartailhacs (Altamira-Höhlenbilder) gegenüber R. Virchows starrem Beharren auf seiner Fehldeutung (Neandertaler-Schädel). Im ganzen eine lohnende gut lesbare Lektüre, die nicht zuletzt auch Zoologisches bzw. Jagdliches einschließt. In der Literaturübersicht hätten besser alle erwähnten Autoren mit ihren zugehörigen Veröffentlichungen Platz finden sollen. H. Kumerloeve

Miller, T. A. (1979): Insect neurophysiological techniques. 308 S., 148 Abb., 4 Tab. Springer series in experimental entomology. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Dieses klargegliederte Buch bringt eine Fülle an Informationen und praktischer Hinweise nicht nur für diejenigen, die schon Jahre neurophysiologisch an Insekten arbeiten, sondern auch für den Anfänger. Dabei wird das Hauptaugenmerk auf die biologische Behandlung gerichtet, ohne daß die Elektronik zu kurz kommt. Im ersten Teil werden die Instrumente, Werkzeuge und Materialien beschrieben, die notwendig sind, um Nerven-, Muskel- oder Organaktivitäten abzuleiten. Europäische und amerikanische Bezugsquellen werden genannt und die Vor- und Nachteile verschiedener Fabrikate miteinander verglichen. Der zweite und dritte Teil beschäftigen sich mit Methoden, die die Aktivitäten sich frei bewegender Insekten anzeigen und solcher, die in einer bestimmten Position gehalten werden. Beispiele für mechanische, akustische, elektronische und mit Photozellen betriebene Aktographen werden gegeben und das Ausführen extrazellulärer Ableitungen an Schaben, Fliegen und Grillen detailliert beschrieben. Der letzte Teil ist Organ- und Gewebepräparationen gewidmet. Hierbei ist die Unübersichtlichkeit einiger Abbildungen negativ anzumerken. G. Gäde

Miller, T. A. (Editor) (1980): Neurohormonal techniques in insects. 282 S., 90 Abb., 23 Tab. Springer series in experimental entomology. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Angesprochen mit diesem ausgezeichnet aufgemachten Buch werden alle diejenigen, die selbst schon wissenschaftlich auf dem Gebiet der Isolation und Wirkungsweise von Insektenneurohormonen arbeiten oder in Zukunft forschen wollen, sowie jene, die Interesse daran haben, zu erfahren, mit welchen Techniken und Mikromethoden solche Neurohormone gereinigt werden und welche Daten bisher über ihre chemische Natur vorliegen.

In 11 Kapiteln werden Proctolin, adipokinetisches Hormon, diuretisches Hormon, Bursicon, Diapause Hormon, prothorakotropes Hormon, Schlüpfhormon, Hormone, die die Puparienbildung bei Fliegen beeinflussen, sowie Hormone, die chemisch, physikalisch und immunologisch den Vertebratenhormonen Insulin und Glukagon ähnlich sind, ausführlich behandelt. Jedem Hormon ist mindestens ein Kapitel gewidmet, in dem die Methoden des biologischen Tests für das betreffende Hormon, seine Extraktion und Isolation detailliert und nachvollziehbar beschrieben werden. Besonders den Wissenschaftlern, die ein noch unbekanntes Neurohormon charakterisieren wollen, ist mit diesem Buch eine Fülle von Methoden in die Hand gegeben, die ihnen die Lösung ihres Problems erleichtern hilft. Den besonderen Wert (und Reiz) des Buches macht aus, daß die einzelnen Kapitel nicht nur von renommierten Fachleuten in klarer Sprache geschrieben sind, sondern daß es die Wissenschaftler sind, die die Orginalmethoden entwickelt haben; also Information aus erster Hand.

Bemängeln muß man an dem Buch einerseits den offensichtlich frühen Redaktionsschluß, so daß leider nicht mehr darauf hingewiesen werden konnte, daß adipokinetisches Hormon inzwischen kommerziell erhältlich ist, andererseits doch die erhebliche Zahl an Setzfehlern, die man bei einem so renommierten Verlag nicht erwartet.

G. Gäde

Nievergelt, B. (1981): Ibexes in an African environment. Ecology and social system of the Walia Ibex in the Simen Mountains, Ethiopia. Ecological Studies, Vol. 40. 189 S., 40 Abb. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Mit 15 Publikationen über den Alpen- und den Äthiopischen Steinbock hat der Verfasser schon unter Beweis gestellt, daß er mit dieser Materie aufs beste vertraut ist. Diese neue Arbeit über die Ökologie und das soziale Gefüge des Äthiopischen Steinbockes vereint eigene Beobachtungen in den Semienbergen (bis 4 543 m Höhe) und alle Veröffentlichungen anderer Autoren, die irgendwie im Zusammenhang stehen mit diesem sehr gefährdeten Säugetier der Paläarktis am Rande der Äthiopis (208 Arbeiten außer denen des Autors enthält das Literaturverzeichnis). Das Buch ist gegliedert in vier Hauptabschnitte: 1. Das Semiengebirge, eine einmalige afroalpine Biözönose (Geographie und Klima, Vegetation mit sehr ausführlichen Tabellen aller Pflanzen und die Nutzung durch den Menschen; der Walia-Steinbock, und zwar Morphologie, Altersklassen und Wachstum der Hörner; vermutete Einwanderung in der Kaltzeit; der Vermehrungszyklus und das Hauptmuster der Populationsgliederung; zwei mögliche Nahrungskonkurrenten: der Klippspringer und der Blutbrustpavian [Gelada]; weitere Säugetiere und Vögel der Semienberge). 2. Methoden, Technik und Populationserfassung (Methode der Datenbeschaffung und der Technik der Feldarbeiten; das Gitter-Mustersystem; die technische Ausrüstung zur Untersuchung des Weideverhaltens beim Steinbock, Klippspringer und Gelada; Analysierung der Daten und Auswertung; Korrelationen, Berechnung der Umweltfaktoren und Abschätzung der Populationsgröße [300 Tiere insgesamt]). 3. Ökologische Nischen und Biotopwahl dieser drei Arten (Ermittelung der Beschaffenheit der Umwelt und ihre Bedeutung für die drei Arten und Vergleich zum Alpensteinbock; seltener vorkommende Arten [Buschbock, Colobus, Semienfuchs und Goldschakal]; Verbreitungsmuster beim Steinbock und Klippspringer). 4. Das Sozialgefüge des Äthiopischen Steinbockes (Gruppen nach Alter und Geschlecht; bevorzugte Lebensstätten bei ♂ und ♀; Größe des Home Range; Rangordnung innerhalb der Gruppen und Marschordnung der gemischten Gruppen; Futterauswahl der einzelnen Gruppen [Klassen] im Vergleich zum Klippspringer und zum Alpensteinbock). — Die beiden letzten Kapitel, die den Schwerpunkt der Arbeit bilden, haben je eine Zusammenfassung. — Zum Schluß wird noch auf die zahlreichen Probleme dieser seit 1969 zu einem Nationalpark erhobenen Semienbergwelt eingegangen. — Ausstattung und Bebilderung des Buches sind sehr gut, es ist nur zu bedauern, daß es keine deutsche Übersetzung dieser sorgfältig berechneten und zusammengestellten Beobachtungen gibt.

E. von Lehmann

Nowak, E. (1981): Die Säugetiere der Länder der Europäischen Gemeinschaft. Artenkatalog mit Angaben über Vorkommen und gesetzlichen Schutzstatus, mit einem Vorwort von Erhard Eppler. 147 S. Kilda, Greven.

Das Buch enthält nützliche Informationen über die Säugetiere der aus zehn Ländern bestehenden Europäischen Gemeinschaft. In tabellarischen Übersichten werden Angaben über den Vorkommenstypus, die Arealstruktur, den Bestand, Wanderungen, Nutzung und Schutzstatus von 155 wildlebenden, 6 verwilderten, 19 eingeführten und 20 im Gebiet als Gastarten auftretenden Säugetieren gegeben. Vom Allgemeinen Teil des Buches sind besonders die Kapitel „Rechtlicher Status der Säugetiere in den EG-Mitgliedstaaten" und „Probleme und Aufgaben des Säugetierschutzes" hervorzuheben, da sie klar lesbare Zusammenfassungen von sonst schwer zugänglichen Verordnungen, Gesetzen und Dekreten aus allen Mitgliedsländern darstellen. Der Autor diskutiert ausführlich die Probleme des Naturschutzes und betont, daß neben dem Artenschutz der Biotopschutz wesentliche Voraussetzung für eine Erhaltung der europäischen Fauna ist. Mit diesem Buch hat der Autor den verantwortlichen Stellen das notwendige Wissen in die Hand gelegt; es ist zu wünschen, daß es im Interesse der heimischen Fauna häufig zu Rate gezogen wird, auch wenn der aktuelle Trend keinen Anlaß zu großen Hoffnungen gibt. R. Hutterer

Papageorgiou, N. (1979): Population energy relationships of the Agrimi (*Capra aegagrus cretica*) on Theodorou Island, Greece. 56 S., 12 Abb., 22 Tab. Mammalia depicta. Parey, Hamburg & Berlin.

Verf. studierte auf der 68 ha großen Insel Agii Theodori, kurz Theodorou genannt, eine Population von ca. 100 reinblütigen kretischen Wildziegen, *Capra aegagrus cretica.* Die Arbeit ist in vier Abschnitte gegliedert: Geschichte und Beschreibung der Insel, Vegetationsanalyse, Populationsanalyse und Fortpflanzungsdynamik sowie der Energiehaushalt der Agrimi-Wildziegen. Die von den Tieren benötigten Energiemengen erfordern zwecks Erhalt der Ernährungsbasis eine Reduktion des Bestandes um ein Drittel. Ferner werden Schutzmaßnahmen empfohlen, wie Äsungsverbesserungen und Vorschläge zur Ausbreitung und Vermehrung der kretischen Wildziegen. Zahlreiche Tabellen und Diagramme unterstreichen sowohl die Befunde als auch die geforderten Maßnahmen. Insgesamt handelt es sich um eine wissenschaftlich fundierte und interessante Arbeit. G. Nobis

Reddig, E. (1981): Die Bekassine. 135 S., 55 Abb., davon 41 Schwarzweißfotos. Neue Brehm-Bücherei. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt; Vertrieb für Westdeutschland, Österreich und die Schweiz durch Neumann-Neudamm, Melsungen.

Der Lebensraum der Bekassine wird durch Trockenlegung von Feuchtwiesen, Mooren und Sümpfen noch immer eingeengt. Trotzdem ist die Art in Deutschland weit verbreitet, wenn auch in geringer Dichte. Unauffällig lebt dieser Schnepfenvogel, meist verborgen durch dichte Bodendeckung. Auffällig ist jedoch ihr Balzverhalten; in steilem Sturzflug erzeugt sie mit den äußeren abgespreizten Schwanzfedern ein weit hörbares „Meckern". Wegen der heimlichen Lebensweise sind Verhaltensbeobachtungen spärlich. Die vom Autor beschriebenen Verhaltensweisen und Angaben zur Biologie basieren auf eigenen Beobachtungen und bis 1978 publizierten Angaben. Nach einer Diskussion der Nomenklatur — der Autor bevorzugt den Gattungsnamen *Capella* —, Angaben zur Verbreitung von Gattung und Subspezies und ihrem Aussehen werden Zug, Biotop, Nahrung, Brutbiologie, Verhalten und Mauser beschrieben. Dabei wird deutlich, wie wenig wir über die Biologie dieser Vogelart wissen. Die Verhaltensbeschreibung konzentriert sich auf das Meckern, dessen Erzeugungsweise für einige, wohl nur ältere Autoren, strittig scheint. Dieses Kapitel nimmt $^2/_3$ der gesamten Verhaltensdarstellung ein, wird aber auch gründlich mit Untersuchungen an verschiedenen Schwanzfedern im Windkanal dargelegt. Mehrere Schwarzweißfotos unterschiedlicher Qualität stellen die Bekassine, ihren Lebensraum sowie in 4 Flugstudien die beim Meckern abgespreizten Schwirrfedern dar. Der Autor hat mit dem vorliegenden Heft aufgezeigt, wo wir bereits umfassende Kenntnisse zur Biologie der Bekassine vorliegen haben und wo unter Berücksichtigung des Gefährdungsgrades der Art noch Lücken zu füllen sind. H.-H. Witt

Remmert, H. (1980): Arctic animal ecology. 280 S., 156 Abb., 28 Tab. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Die Zahl der Tier- und Pflanzenarten nimmt polwärts drastisch ab, die Ökosysteme werden damit übersichtlicher. Wer aber glaubt, die Ökologie arktischer Tiere sei deshalb einfach und ausreichend untersucht, wird durch das vorliegende Buch eines Besseren belehrt. Zwar ermöglichen die geringe, meist nur auf wenige Sommermonate beschränkte Produktionsphase und die niedrige Temperatur ein nur langsames Wachstum mit geringem Stoffumsatz. Trotzdem gestattet der Golfstrom regional auch im hohen Norden ein recht intensives Tierleben oder leben einfache Tiere und Pflanzen unter ständigem Eis, das aber als Wärmefalle günstigere Bedingungen schaffen mag. Solche Wirkungen im Verein mit der reich gegliederten Topographie und wechselnder Feuchtigkeit bedingen unerwartet unterschiedliche Tiergemeinschaften. Das Buch schildert, auf reiche persönliche Erfahrung und ein umfassendes Literaturstudium aufbauend, die Lebensbedingungen in der Arktis, ihre Tierwelt und ihre Besonderheiten durch einen Vergleich mit den südlicheren Hochgebirgen gleicher Durchschnittstemperaturen und der Antarktis. In einer Reihe von „Fallstudien" führt es die Vielfalt arktischer Ökosysteme vor Augen. Anregend sind die häufigen Hinweise auf noch ungeklärte Fragen. Die Probleme werden fesselnd und anschaulich entwickelt und durch zahlreiche Abbildungen und Tabellen reich illustriert, so daß der flüssige Text zugleich eine Menge an Informationen vermittelt. Ansprechend ist auch die äußere Erscheinung in Druck und Wiedergabe der Bilder und Tabellen. Schade nur, daß das Buch offenbar recht hastig abgeschlossen wurde. Jedenfalls sind Schreibfehler recht häufig, Abbildungen oft nicht hinreichend erklärt und bisweilen unterschiedliche wissenschaftliche Namen nebeneinander verwendet worden (*Tringa* neben *Actitis hypoleucos, Lobipes* neben *Phalaropus lobatus, Pluvialis* neben *Squatarola squatarola*). Tab. 10 enthält bei den Vögeln zahlreiche Wiederholungen. Daß es sich bei „elephant" und „leopard" in Tab. 27 a um südpolare Robben handelt, ist dem unbefangenen Leser nicht sofort klar. Wie soll man in Abb. 97 a erkennen, daß besonders dünne Jahresringe bei finnischen Birken mit Massenvermehrungen des Schmetterlings *Oporinia autumnata* zusammenhängen? Abb. 57 zeigt eigentlich nicht überzeugend, daß nordfinnische Wühlmäuse synchrone Dichtezyklen durchlaufen. Ausgeprägte Verdichtungen in etwa vierjährigem Abstand läßt zwar die häufigste Art, *Clethrionomys rufocanus,* erkennen. Bei allen anderen, dort vorkommenden Arten sind aber Zyklen nur undeutlich und nur teilweise gleichzeitig mit *C. rufocanus* auszumachen. Der Autor ist übrigens nicht Lati, sondern Verfasser sind Lahti, Tast und Uotila. Verwirrend ist auch die Behandlung der

Ren-Taxonomie: Der Text neigt zur Aufspaltung in mehrere Arten, ein Standpunkt, den die meisten Autoren nicht mehr teilen (z. B. Hall 1981, Heptner et al. 1961). S. 110 werden die „vier" amerikanischen „Arten" mit Trivialnamen aufgeführt unter Verweis auf Abb. 91, die aber nur Areale von drei „Arten", diesmal nur mit wissenschaftlichem Namen, wiedergibt. Abb. 90 zeigt alle Unterart-Areale von *Rangifer tarandus,* diesmal als nur eine Art aufgefaßt. Wer soll sich da noch zurechtfinden? Für den Ökologen ist es zwar nicht entscheidend, ob morphologische und physiologische Unterschiede zwischen Wald- und Tundraren an verschiedene Arten oder nur Unterarten geknüpft sind. Trotzdem sollte der Stoff wenigstens einheitlich dargestellt werden. Damit ist das Buch zwar als anregende Einführung in Probleme und derzeitige Literatur zu empfehlen, wird aber in manchen Passagen nur in Verbindung mit der Originalliteratur völlig verständlich. Eine gründliche Bearbeitung ist dem im ganzen so ansprechenden Buch bei einer hoffentlich bald notwendigen Neuauflage zu wünschen. J. Niethammer

Schöne, H. (1980): Orientierung im Raum. Formen und Mechanismen der Lenkung des Verhaltens im Raum bei Tier und Mensch. 377 S., 232 Abb. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.

Über die Mechanismen der Raumorientierung fehlte bislang eine synoptische Darstellung. Schöne gibt in dem von ihm vorgelegten Band eine umfassende Darstellung zu Orientierungsvorgängen, wobei die Darstellung der einzelnen Begriffe, Vorgänge, Funktionen und Strukturen erfreulich klar gegliedert ist. In der Einführung werden die spezifischen Begriffe bestimmt und dargestellt. Da ein großer Teil der Ergebnisse auch zu diesem Themenbereich auf Englisch veröffentlicht wird, ist es positiv, daß Schöne einige Bezeichnungen, z. B. die der Bewegungsvorgänge, auch auf Englisch angibt. Das folgende Kapitel „Wie kommt Orientierung zustande" beschreibt die Mechanismen der Orientierung, u. a. mit den Abschnitten: Auslösung und Ausrichtung, äußere und innere Faktoren, Orientierungsobjekt, Auslösung und Bestimmung durch äußere und innere Faktoren sowie Ausrichtung durch verschiedene Reize. Auch werden die von verschiedenen Autoren aufgestellten Systeme vorgestellt und diskutiert, wobei Schöne auf Unstimmigkeiten hinweist und versucht, unklare Begriffe (z. B. Tropo- Telotaxis) neu bzw. entsprechend dem geänderten Wissensstand zu fassen.

Im letzten Kapitel („Besonderheiten der Sinnesbereiche") werden die einzelnen Sinnesorgane bzw. die der Orientierung dienenden Reize vorgestellt. Ein Literaturverzeichnis von fast 1000 Zitaten weist auf den lexikalischen Charakter dieses Buches hin. Die Unterteilung des Stoffes in viele Kapitel und mit Überschriften versehene Abschnitte erleichtert das Auffinden der gesuchten Information ungemein, erschwert jedoch gelegentlich den Gebrauch als Textbuch. Dem Autor ist jedoch ein akzeptabler Kompromiß gelungen. Bei einigen englisch zitierten Aussprüchen wäre eine Übersetzung lohnend gewesen, da die speziellen Begriffe nur von einem Fachmann treffend in Deutsch wiedergegeben werden können, während sich z. B. ein Student hier möglicherweise eine falsche Übersetzung einprägt. Die Abb. 2.8/1 ist um 45° im Uhrzeigersinn verdreht; ansonsten ist das Buch mit der gebotenen Sorgfalt erstellt worden und schließt mit einer umfassenden Darstellung zur Orientierung eine bisherige Lücke. H.-H. Witt

Seligsohn, D. (1977): Analysis of species-specific molar adaptations in strepsirhine primates. — Contributions to Primatology, Vol. 11. VIII + 116 p., 68 fig., 9 tab. Karger, Basel & New York.

Diese Arbeit beschreibt Zusammenhänge von Form und Funktion der zweiten oberen und unteren Molaren bei altweltlichen Halbaffen. Untersucht wurde Schädelmaterial des American Museum of Natural History; einige fossile Arten wurden in die Untersuchung eingeschlossen. Nach umfangreichen Längen- und Winkelmessungen wurden verschiedene Indices berechnet und verglichen. Der Autor kann an Hand seiner Befunde fünf Modelle aufstellen, die die Anpassung der Molarenstruktur an die Ernährungsweise (Insekten, Blätter, Früchte, Äste) beschreiben. Eine Reihe von Zeichnungen illustriert dies anschaulich. Darüberhinaus eignen sich seine Befunde an den Molaren, um verschiedene systematische Einheiten (Gattungen, Unterfamilien, Familien) zu gruppieren. Da sich aus der Morphologie der Molaren die Ernährungsweise ablesen läßt, kann nun auch die Ernährungsweise fossiler Affen beurteilt werden, von denen oft nur Einzelzähne zur Verfügung stehen. R. Hutterer

Sengbusch, P. von (1979): Molekular- und Zellbiologie. 671 S., 616 Abb. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Nach seiner „Einführung in die Allgemeine Biologie" (2. Aufl., Springer 1977) legt P. v. Sengbusch ein neues Lehrbuch vor. Es richtet sich vor allem an Studierende fortgeschrittener Semester, aber auch an alle am Fach Interessierte. In der Konzeption folgen nach einer Einleitung die Kapitel Nukleinsäuren, Proteine, Membranen, Cytoskelette und Kontraktile Strukturen, Supramolekulare Strukturen, Zellen, Vielzellige Systeme sowie ein Sachverzeichnis. Alle Abschnitte des Buches zeichnen sich durch einen klaren Aufbau und durch eine verständliche Sprache aus und geben den derzeitigen Wissensstand wieder. Der Leser findet am Ende jedes Abschnittes ein Literaturverzeichnis, das vor allem Hinweise auf Arbeiten aus den Jahren 1976–1978 gibt. Eine Vielzahl einprägsamer Schemata unterstreichen das im Text Gesagte. Man merkt dem Lehrbuch an, daß es nicht am Schreibtisch sondern nach Diskussionen und Eindrücken bei Spezialkolloquien und -symposien konzipiert wurde. Ihm ist ein weiter Leserkreis zu wünschen. G. Nobis

Steinmann, H., & L. Zombori (1981): An atlas of insect morphology. 248 S., 756 Abb. Akadémiai Kiadó (Verlag der Ungarischen Akademie der Wissenschaften), Budapest.

Auf ein Vorwort und eine kurze Einführung mit Erläuterungen zur Darstellungsweise folgt der Bildteil (S. 13–176). Die Zeichnungen, übersichtlich nach Körperregionen geordnet, sind teils neu, teils der Literatur entnommen und mehr oder weniger umgezeichnet; die Quellenangaben beschränken sich auf die Namen der Autoren. Die Abbildungen sind mit lateinischen oder latinisierten Termini beschriftet, die Bildunterschriften englisch. Alphabetische Verzeichnisse der lateinischen und der englischen Termini, jeder mit Angabe der gleichbedeutenden Bezeichnung in der anderen Sprache und der Abbildungen, in denen er vorkommt, schließen das Buch ab und tragen dazu bei, daß jede der berücksichtigten Strukturen leicht aufzufinden ist. Vermißt werden ein erläuternder Text, der die gewählten Interpretationen begründen oder verständlich machen könnte, und ein Literaturverzeichnis; bleibt zu hoffen, daß beides in einem Textband nachgereicht wird.

Abgesehen vom Anhang des Bildteils, in dem einige histologische und mikroskopisch-anatomische Strukturen (z. B. Aufbau der Körperwand, Sinnesorgane, Gelenktypen) dargestellt sind, wird nur die äußere Morphologie der Imagines im engsten Sinne behandelt, d. h. nur das, was in Außenansicht des Skeletts zu sehen ist; für die Deutung der Teile so wichtige Strukturen wie Innenskelett und Muskulatur bleiben unberücksichtigt.

Die Verfasser wollen mit ihrem Buch eine für alle Insektenordnungen einheitliche, auf Homologie basierende Terminologie vorschlagen. Dieses Ziel wurde nicht erreicht; es stellt sich die Frage, ob nicht die klassischen Lehrbücher von Weber

(1933) und Snodgrass (1935) ihm schon näher kamen. Die Behandlung der männlichen Genitalorgane zeigt dies deutlich; die dort gewählten Bezeichnungen entsprechen weitgehend dem, was in der Spezialliteratur zu den einzelnen Ordnungen üblich und in Tuxens „Taxonomist's glossary of genitalia in insects" gut dargestellt ist. Offensichtlich homologe Strukturen werden nicht immer mit dem gleichen Namen belegt. So ist die Postgenalbrücke der akuleaten Hymenopteren bei *Vespa* als „ponticulus postgenalis" (postgenal bridge), bei *Apis* als „ponticulus gularis" (gular bridge) beschriftet (Fig. 33 und 34). Andererseits muß der gleiche Ausdruck für verschiedene Bildungen herhalten, so „sutura sternalis" (sternal suture) für eine Quernaht eines Thorakalsternits (Fig. 205–207) und für die äußere Spur des längs verlaufenden Sternalgrats (Fig. 234, 235 und 749). Offenbar ist diese Bezeichnung, wie manche andere, nur deskriptiv und nicht als Ausdruck für homologe Strukturen gemeint.

Bei gegliederten Anhängen werden die mittleren Glieder als „medialis" bezeichnet, im Vergleich zu „basalis" und „apicalis" (z. B. Fig. 69). Dies steht im Widerspruch zum allgemeinen Brauch, nach dem „medial" auf die Symmetrieebene des Tieres bezogen und das Gegenteil von „lateral" ist.

Fehler sind in der Zuordnung einzelner Abbildungen zu Insektengattungen und in der Beschriftung morphologischer Strukturen unterlaufen. So soll Fig. 24 offenbar den Kopf der Brachycere *Glossina* und nicht, wie angegeben, den der Nematocere *Culicoides* darstellen, und bei der Zuordnung der Grabbeine Fig. 285–289 ist es ebenfalls zu Verwechslungen gekommen. Die maxillare Stechborste der Tabaniden wurde in Fig. 125 fälschlich als „palpus labialis", in Fig. 135 und 136 richtig, aber uneinheitlich als „galea" bzw. „maxilla" beschriftet.

Aus diesen wenigen Beispielen, die für viele andere stehen müssen, ist ersichtlich, daß das Buch manche Ungereimtheit enthält, die dem gesetzten Ziel abträglich ist. Den Fachmann kann es dennoch anregen; auch, indem es ihn zum Widerspruch herausfordert. Als Einführung für den Anfänger ist es m. E. nicht geeignet, solange ein erläuternder Text fehlt; ihm sei nach wie vor der Klassiker Snodgrass (1935) empfohlen, der mit seiner klaren und einleuchtenden Darstellung als Lehrbuch bis heute unübertroffen geblieben ist.

H. Ulrich

Strausfeld, N. J., & T. A. Miller (Editors) (1980): Neuroanatomical techniques. Insect nervous system. 496 S., 172 Abb., 14 Tab. Springer series in experimental entomology. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Unter Mitarbeit namhafter Experten ist ein herausragendes Buch entstanden, das klassische und neueste neuroanatomische Methoden zur Erforschung des Zentralnervensystems der Insekten vereinigt. Es werden Techniken und Färberezepte zur Darstellung des Nervensystems mit Methylen- und Toluidinblau beschrieben und verschiedene Methoden miteinander kritisch verglichen, die es erlauben, neurosekretorische Zellen zu diskriminieren. Weitere Kapitel beschäftigen sich mit der histochemischen Darstellung biogener Monoamine und mit Spezialanfärbungen für das Erkennen von Synapsen. Darüber hinaus geben verschiedene Kapitel Anweisungen zum Sichtbarmachen von Neuronen dadurch, daß Axone durch passive Diffusion oder Iontophorese von Kobaltchlorid oder Prociongelb mittels Mikropipetten oder -elektroden gefüllt werden.

Wer nach dieser selektiven Beschreibung noch Zweifel hat, das Buch einmal in Ruhe anzuschauen, dem seien die faszinierenden Farbabbildungen auf den ersten Seiten zur Ansicht empfohlen: die ästhetischen Aufnahmen werden letzte Bedenken ausräumen.

G. Gäde

590.543
B71
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

SMITHSONIAN
1982
LIBRARIES

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:
HANS ULRICH

33. Jahrgang · 1982 · Heft 2–4

BONN

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982) Heft 2–4

Ausgegeben im Oktober 1982

Inhalt

Seite

Zum achtzigsten Geburtstage von Prof. Dr. Martin Eisentraut (W. BÖHME) 113

HUTTERER, R., & U. JOGER: Kleinsäuger aus dem Hochland von Adamaoua, Kamerun 119

HEIM DE BALSAC, H. †, & R. HUTTERER: Les Soricidae (Mammifères Insectivores) des îles du Golfe de Guinée: faits nouveaux et problèmes biogéographiques 133

KULZER, E.: Nektar-Lecken beim afrikanischen Langzungen-Flughund *Megaloglossus woermanni* Pagenstecher, 1885 151

HILL, J. E.: A review of the leaf-nosed bats *Rhinonycteris, Cloeotis* and *Triaenops* (Chiroptera: Hipposideridae) 165

HARRISON, D. L.: Observations on some rare Arabian *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) with special reference to the external male genitalia 187

GRUBB, P.: Systematics of sun-squirrels (*Heliosciurus*) in eastern Africa . . . 191

VAN DER STRAETEN, E., & W. N. VERHEYEN: Différences biométriques entre *Hybomys univittatus* (Peters) et *Hybomys trivirgatus* (Temminck) de l'Afrique de l'ouest 205

PETTER, F.: Les parentés des *Otomys* du Mont Oku (Cameroun) et des autres formes rapportées à *O. irroratus* (Brants, 1827) (Rodentia, Muridae) 215

NOBIS, G.: Die Wildpferde aus der magdalénienzeitlichen Station Saaleck am Fuße der Rudelsburg in Thüringen 223

LEHMANN, E. VON: Einige Bemerkungen zur Streifung, Scheckung und Tigerung des Hausesels *Equus (Asinus) asinus* L. 237

MOREL, G. J., & M.-Y. MOREL: Dates de reproduction des oiseaux de Sénégambie 249

DECKERT, G., & K. DECKERT: Spielverhalten und Komfortbewegungen beim Grünflügelara (*Ara chloroptera* G. R. Gray) 269

DEMETER, A.: Prey of the Spotted Eagle-Owl *Bubo africanus* in the Awash National Park, Ethiopia 283

CLANCEY, P. A.: On the robins *Cossypha dichroa* and *C. natalensis* (Aves: Turdidae) in southern Africa 293

LOUETTE, M.: Allopatric species of birds approaching in western Cameroon: the *Nectarinia adelberti, N. rubescens* example 303

JOGER, U.: Zur Herpetofaunistik Kameruns (II) 313

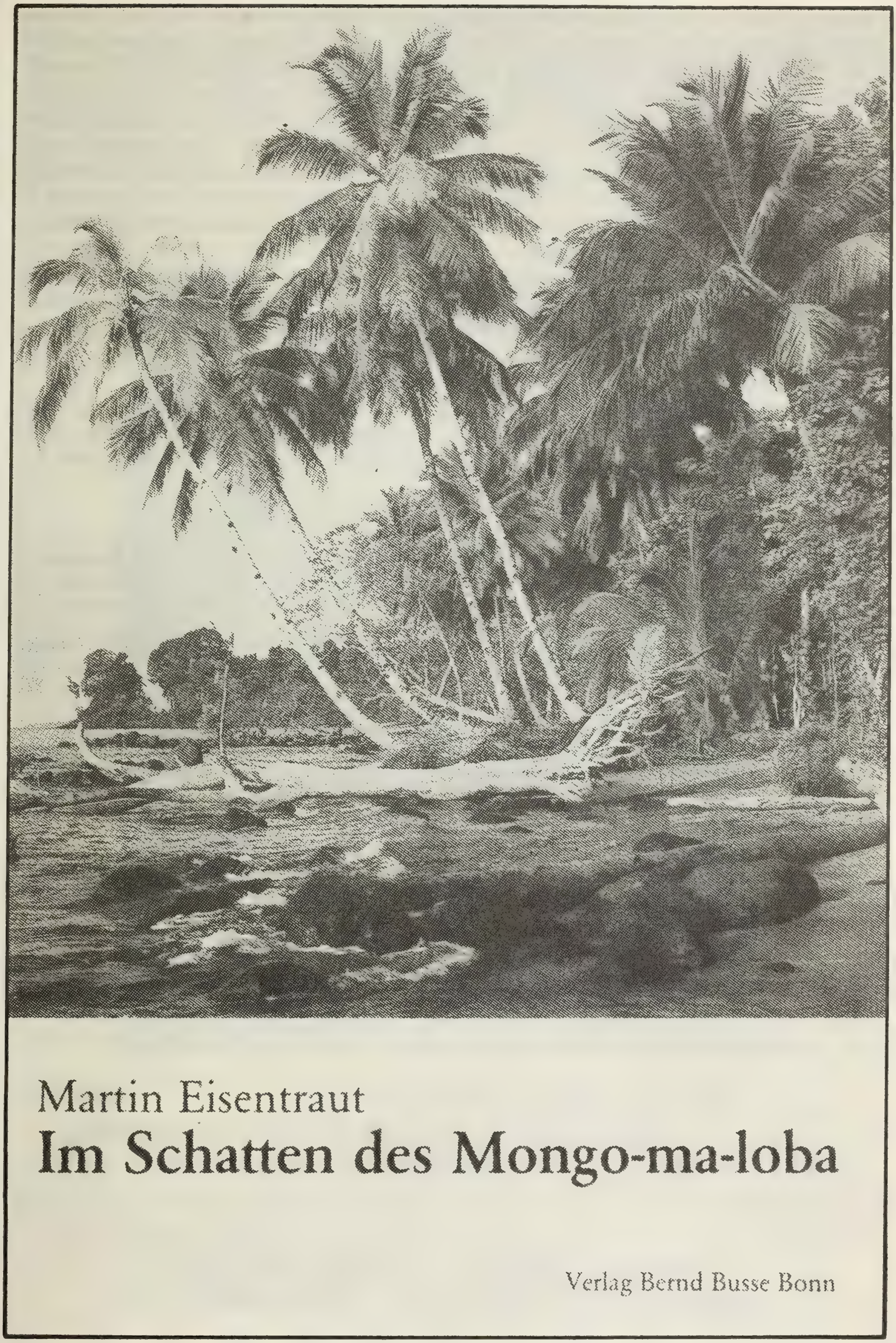
PERRET, J.-L.: Ses écailles de deux Gymnophiones africains (Batraciens apodes), observées au microscope électronique à balayage 343

BÖHME, W.: Ein neues Chamäleon aus Tanzania, mit Bemerkungen über Mimese bei Echsen (Reptilia: Sauria) 349

BISCHOFF, W.: Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln 363

NAGEL, P.: Die Fühlerkäfer Kameruns (Coleoptera, Carabidae, Paussinae) . 383

KLOCKENHOFF, H.: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — I. *Myrsidea eisentrauti* n.sp. 407



Martin Eisentraut

Im Schatten des Mongo-ma-loba

Verlag Bernd Busse Bonn

Auf sieben, meist mehrmonatigen, zoologischen Forschungsreisen hat der Autor die tropischen Niederungs- und Montanwälder von Kamerun und Fernando Poo zusammen mit seinen europäischen und afrikanischen Begleitern durchstreift. Zweck dieser Unternehmungen war es, einen möglichst erschöpfenden Eindruck von der sehr versteckt und schwer zugänglichen Tierwelt in ihrer Vielfältigkeit zu gewinnen und an Hand von Material und gesammelten Beobachtungen weiterreichende Fragen der Tiergeographie und Entwicklungsgeschichte zu behandeln. Das vorliegende Buch ist jedoch kein chronologischer Reisebericht. Es berichtet nur am Rande über die wissenschaftlichen Probleme. In erzählender Form wird von den Begegnungen mit Menschen und Tieren in den einzelnen, meist abgelegenen und bisher relativ wenig besuchten und durchforschten Gebieten berichtet. So wird der Leser in die verschiedenen Höhenlagen des Kamerungebirges, der höchsten Erhebung Westafrikas, und in die Bergwelt des Kameruner Hinterlandes geführt; er lernt ebenso die Niederungs- und Berggebiete der einst als „Perle des Guineagolfes" bezeichneten, und dem Festland vorgelagerten, Tropeninsel Fernando Poo kennen. Abschließend werden Landschaften in Süd- und Nordkamerun vorgestellt.
Damit bietet dieses Buch trotz des wissenschaftlichen Hintergrundes einem breiten Leserkreis einen Einblick in die Fülle des tropischen Tierlebens. Dazu trägt sicher auch die reichliche Illustrierung in Form von Farb- und Schwarz-Weiß-Fotos sowie Farbtafeln und Tuschezeichnungen bei.

Martin Eisentraut, geboren 1902 in einem kleinen Dorf im Eichsfeld, verlebte hier und später in der Nähe von Halle/Saale seine Jugendzeit. Von Kindheit an eng mit der Natur und der Tierwelt verbunden, wählte er den Beruf des Zoologen. Mit der Promotion beendete er 1925 sein Studium der Zoologie, Botanik und Geologie an der Universität zu Halle und hatte das Glück, an dem großen zoologischen Museum der Universität Berlin eine Anstellung zunächst als Assistent, später als Kustos zu bekommen.
Nachdem er 1950 Berlin verlassen und eine Stelle als Hauptkonservator am Museum für Naturkunde in Stuttgart übernommen hatte, erhielt er 1957 die Berufung zum Direktor des Zool. Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig in Bonn; 10 Jahre später wurde er zum Honorarprofessor an der Bonner Universität ernannt. Das von ihm neu gestaltete Museum Koenig leitete er bis 1977.
Schon als junger Assistent in Berlin unternahm er seine ersten zoologischen Forschungsreisen, die ihn auf die spanischen Mittelmeerinseln, in den bolivianischen Cran Chaco und nach Westafrika führten. Fasziniert von der Fülle und der Mannigfaltigkeit der tropisch-afrikanischen Tier- und Pflanzenwelt folgten dann von 1954 ab sechs weitere Reisen nach Kamerun und auf die Insel Fernando Poo, die außer in vielen wissenschaftlichen Arbeiten in dem vorliegenden Erlebnisbericht ihren Niederschlag gefunden haben.

BESTELLSCHEIN

Hiermit bestelle ich aus dem Verlag Bernd Busse Bonn zur Lieferung durch die Buchhandlung ______________________ oder direkt ab Verlag

__________ Expl. **Im Schatten des Mongo-ma-loba** DM 48,-

107 Farb- und 44 Schwarz-Weiß-Fotos sowie 2 Farbtafeln und 38 Zeichnungen

VERLAG **BERND BUSSE BONN**
Mainzer Straße 161 - 5300 Bonn 2 - Telefon 0228/34 20 41

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Jahrgang 33 1982 Heft 2–4

Zum achtzigsten Geburtstage von Prof. Dr. Martin Eisentraut

Prof. Dr. M. Eisentraut im April 1982 (Aufnahme: H. Vaassen)

Am 21. Oktober 1982 vollendet Prof. Dr. Martin Eisentraut sein achtzigstes Lebensjahr. Aus diesem Anlaß widmen ihm zahlreiche Freunde und Kollegen wissenschaftliche Arbeiten, deren erster Teil in vorliegender Festschrift zusammengefaßt ist. Die große Zahl der Gratulanten erfordert jedoch, daß diesem dem Jubilar gewidmeten Heft noch ein weiteres folgen wird, das den zweiten Teil der ihm gewidmeten Arbeiten enthält (s. Übersicht auf S. 118).

Vor fünf Jahren beschloß ich eine kleine Laudatio auf Prof. Martin Eisentraut, die damals vor allem seine herpetologischen Verdienste würdigte (Salamandra 13: 57–59), mit dem Satz: „An seinem 75. Geburtstag wünschen wir, daß er noch lange weiterarbeiten und uns an seinem reichen Erfahrungsschatz teilhaben lassen möge."

Mit großer Freude und Dankbarkeit erleben wir nun, daß dieser Wunsch beständig in Erfüllung ging, und daß Professor Eisentraut am 21. Oktober 1982 seinen achtzigsten Geburtstag in bewundernswerter physischer und geistiger Vitalität feiern kann. Diese Vitalität verdankt er sicher zu einem guten Teil seiner mütterlicherseits ererbten starken naturkundlichen Neigung, die ihm seit seiner Kindheit bis heute stete Triebfeder geblieben ist.

Am 21. Oktober 1902 in Groß-Töpfer (Kreis Heiligenstadt) geboren, erfuhr er als Kind günstige Förderung seines Interesses an der belebten Umwelt. Noch Schüler, ließ er sich bereits das sachkundige Präparieren von Säugetieren und Vögeln lehren. Nach dem Abitur (1921 in Halle/Saale) nahm er an der dortigen Universität das Studium der Zoologie, Botanik und Geologie auf und promovierte bei dem Genetiker Prof. Valentin Haecker mit einer Arbeit über Chromosomen der Orthopteren. Nach der Promotion erhielt er eine Anstellung am Zoologischen Museum der Humboldt-Universität zu Berlin, wo er von Prof. Zimmer mit dem Aufbau einer modernen Schausammlung beauftragt wurde. Dies kam nicht nur der Berliner Schausammlung zugute, sondern auch der Stuttgarter (1950–1957), und vor allem derjenigen unseres Museums, dessen Direktor er 1957 wurde. Hier gelang es Eisentraut, aus einer übervollen, nur auf die Darstellung von Mannigfaltigkeit und Artenfülle ausgerichteten Ausstellung eine übersichtliche, didaktisch hochergiebige und ästhetisch ansprechende Schausammlung zu gestalten, die bis heute seine Handschrift trägt und weiter tragen wird.

Diesen Tätigkeitsbereich verstand Eisentraut aber stets nur als einen Teil seiner Aufgabe. Daneben gelang es ihm, das Museum auch administratorisch entscheidend weiterzuentwickeln. Gab es bei seinem Amtsantritt als Direktor nur fünf Planstellen für Wissenschaftler, so waren es 1969 bei seiner Pensionierung zehn, eine Zahl, die er als kommissarischer Direktor zwischen 1971 und 1977 noch um zwei weitere vermehren konnte und die das personelle Aufblühen der Forschungsabteilungen auch heute deutlich macht. Doch auch die Schaffung einer weiteren Planstelle für einen Museumspadägogen ist ihm zu verdanken. Ähnlich intensiv betrieb er den Ausbau der Stellensituation im Bereich der den Wissenschaftlern zuarbeitenden Museumsangehörigen. Daneben bereicherte er — für ein Museum außergewöhnlich — die Forschungsmöglichkeiten mit einem speziellen Tierhaltungsgebäude sowie mit mehreren Klimakammern, die auch das lebende Tier verstärkt in die Betrachtung einbeziehen konnten.

Auch diese zusätzlichen Aufgaben erschöpften seine Tatkraft keineswegs. An vorderster Stelle sah er stets die wissenschaftliche Arbeit, und sein Werdegang als Forscher trägt die charakteristischen Züge eines Zoologen, dem Beruf gleich Berufung ist. Seine ersten Forschungsreisen, 1928 und 1930 ausgeführt, galten den Inseleidechsen der Balearen, Pityusen und Columbreten. Eine Reihe von Einzelpublikationen über allgemeine Probleme der Rassenbildung bei diesen Tieren resultierte in dem 1950 erschienenen Buche „Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Licht der Evolution" (Akademie-Verlag Berlin). Es ist bis heute ein Standardwerk über diese Tiere und die an ihnen bearbeitete Problematik geblieben. Die erste Tropenreise führte ihn 1930/31 in den Chaco Boliviens, wo er sich vornehmlich der Säuger- und Vogel-, aber auch der Herpetofauna widmete. Dorthin reiste ihm seine Frau Johanna nach. Es nötigt Bewunderung ab, zu erfahren, daß sie allein per Schiff nach Buenos Aires, dann mit dem Zug weiter zur bolivianischen Grenze reiste, wo sie von ihm mit Reitpferden abgeholt wurde: Für eine junge Frau in damaliger Zeit eine ganz ungewöhnliche Leistung! Dieses damals von den jungen Eheleuten also gemeinsam durchforschte und erlebte Gebiet mit seiner damals noch unberührten Natur und indianischen Bevölkerung ist, wie wir sehen werden, noch in jüngster Zeit für Martin Eisentraut von neuem aktuell geworden.

Es widerspräche jedoch der Vielseitigkeit und Produktivität Eisentrauts, wenn ihn nur exotische Faunen interessiert hätten. In einer Vielzahl von Publikationen beschäftigte er sich auch mit zentraleuropäischen Kleinsäugern, wobei ihn die Fledermäuse besonders fesselten. Er war es, der als erster die Fledermausberingung einführte und selbst eine Fülle biologischer Fragen über diese Tiere löste, was wiederum in einer großen Arbeit — einer seiner wichtigsten — resultierte: „Die deutschen Fledermäuse, eine biologische Studie" (Schöps-Verlag Leipzig, 1937).

Von entscheidender Prägung für Eisentrauts wissenschaftliches Werk der letzten zwei Jahrzehnte war jedoch, daß er 1938 Gelegenheit hatte, auf einem Bananendampfer nach Kamerun zu reisen. Dort lernte er den Großen Kamerunberg kennen und wurde von der unterschiedlichen Faunenverteilung in den verschiedenen Höhenstufen fasziniert. Bedingt durch den Zweiten Weltkrieg konnte er die intensive Forschung in diesem Gebiet erst 1954 aufnehmen, als einer der ersten Deutschen, den die Engländer nach dem Kriege wieder in das damals britische Mandatsgebiet hineinließen. Weitere mehrmonatige Forschungsreisen folgten, die neben Kamerun auch die vorgelagerte Insel Fernando Poo (heute Bioko) einbezogen: 1957/58 Kamerun, 1962/63 Fernando Poo, 1966/67 abermals Fernando Poo und das Westkameruner Hinterland. Diese entbehrungsreichen Reisen waren noch echte Expeditionen: In oft tagelangen Fußmärschen stieß Eisentraut mit Trägerkolonnen in entlegene, zoologisch kaum durchforschte Montangebiete vor. Die wissenschaftliche Ausbeute dieser Reisen war naturgemäß beträchtlich und schlug sich außer in zahlreichen Einzelarbeiten wieder in zwei Büchern nieder: „Die Wirbeltiere des Kamerungebirges, unter besonderer Berücksichtigung des Faunenwechsels in den verschiedenen Höhenstufen" (Parey Verlag, Hamburg 1963) und „Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun, unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung" (Bonn. zool. Monogr. Nr. 3, 1973).

Wie schon angemerkt, trat Eisentraut 1969 in den Ruhestand und widmete sich wie vorher intensiv seinen wissenschaftlichen Studien. Besondere Umstände erforderten es jedoch, daß er im August 1971 erneut mit der (kommissarischen) Leitung des Museums beauftragt wurde. Diese besonders belastende Aufgabe meisterte er in vorbildlicher Weise zum Wohle seiner Mitarbeiter und des Museums insgesamt. In Anerkennung dieser Bereitschaft, noch einmal die Geschicke des Museums in die Hand zu nehmen, verlieh ihm 1972, zu seinem 70. Geburtstage, der damalige Wissenschaftsminister und heutige Ministerpräsident von Nordrhein-Westfalen, Johannes Rau, im Auftrag des Bundespräsidenten den Verdienstorden der Bundesrepublik Deutschland. Doch auch von Fachkollegen wurde ihm Ehrung zuteil: Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde ernannte ihn bei ihrer Jahrestagung 1972 in Köln zum Ehrenmitglied. In dieser belastenden Zeit des erneuten Direktorats schaffte es Eisentraut dennoch, eine umfassende Biographie Alexander Koenigs („Alexander Koenig und sein Werk. Biographie eines Bonner Ehrenbürgers", Bonn 1973) zu schreiben und zwei wissenschaftliche Monographien zu verfassen! Neben der schon erwähnten „Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun" schrieb er die bedeutende Arbeit „Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen" (Bonn. zool. Monogr. Nr. 8, 1976). Im Frühjahr 1973 machte er sich noch einmal nach Kamerun auf, um nun auch erstmals den ariden Norden des Landes zu erkunden. Bei dieser Reise hatte ich das Glück, ihn begleiten zu dürfen und ihn, den angenehmen, ruhigen und toleranten Vorgesetzten, nun auch als Menschen näher kennenzulernen. Dieses Zusammensein unter Exkursionsbedingungen im Angesicht einer faszinierenden Fauna hatte nicht nur wissenschaftlich prägenden Einfluß auf mich, sondern weckte auch die feste Absicht, dafür zu arbeiten, daß die schon von Alexander Koenig begründete und von Eisentraut so hervorragend ausgebaute Tradition zoologischer Afrika-Forschung an unserem Museum lebendig bleibt. Heutige Forschungsprojekte in verschiedenen Abteilungen können dem Jubilar die gute Gewißheit geben, daß diese Tradition wirklich fortlebt.

1977 trat Eisentraut, 75jährig, endgültig in den wohlverdienten Ruhestand, der für ihn die Entbindung von administrativen Pflichten bedeutete, nicht aber das Ausruhen von wissenschaftlicher Arbeit. Zunächst machte er sich daran, seine gesamten Afrika-Reisen vom Erlebnishaften her in Buchform aufzuarbeiten, um einem größeren Leserkreis neben einer Fülle biologischer Tatsachen auch die großen emotionalen Gewinne des naturverknüpften Zoologenberufes zu vermitteln („Im Schatten des Mongo-ma-loba", Busse Verlag, Bonn 1982). Anschließend faßte er den Plan, auch seine Chaco-Expedition von 1930/31 in ähnlicher Weise aufzuarbeiten. Um dies zu aktualisieren, machte er 1979 (77jährig!) in Begleitung seiner Tochter Hannelore eine erneute Reise dorthin. Das Ergebnis ist ein weiteres, fesselndes Buchmanuskript („Im Land der Chaco-Indianer", im Druck), das Vergleiche der Natursituation im Abstand von ca. fünfzig Jahren ziehen kann, und das sich besonders engagiert mit dem Schicksal der indianischen Bevölkerung auseinandersetzt. Wissenschaftlich hochaktuell wird das Buch u. a. durch Informationen über neu- und unentdeckte Großsäuger (Pekaris).

Die Arbeit an diesem Manuskript erschwerte sich für Eisentraut durch das sich verschlimmernde Leiden seiner lieben Frau, für die er sich mit fast übermenschlicher Anstrengung aufopferte und sie stets selbst umsorgte, bis sie ihm im Juni 1981 durch den Tod genommen wurde. Nach dieser für ihn so schweren Zeit stürzte er sich wieder in die Arbeit, und die Triebfeder seiner zoologischen Berufung erlaubte es ihm, bis heute vital und schöpferisch tätig zu sein.

Für sein und unser Museum ist Martin Eisentraut als so langjähriger Direktor ein großer Glücksfall gewesen: für uns einzelne ist er heute wie ehedem ein hochgeschätzter Ratgeber und Mensch, dem wir an seinem achtzigsten Geburtstage wiederum wünschen, noch viele Jahre in Gesundheit weiterzuarbeiten und der zoologischen Wissenschaft, dem Museum Koenig und uns, seinen Kollegen und Freunden, noch lange erhalten zu bleiben!

Wolfgang Böhme

Der zweite Teil der Festschrift wird als erste Lieferung von Jahrgang 34 (1983) dieser Zeitschrift erscheinen und folgende Beiträge enthalten (* Arbeiten, die bei Redaktionsschluß dieses Heftes noch nicht abgeschlossen waren):

AELLEN, V.: Migrations des chauves-souris en Suisse.

MÜLLER, E. F.: Wärme- und Energiehaushalt bei Halbaffen (Prosimiae).

DIETERLEN, F.: Zur Systematik, Verbreitung und Ökologie von *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 (Muridae; Rodentia).

PETERS, G.: Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Karakal, *Caracal caracal* (Schreber, 1776) (Mammalia, Carnivora, Felidae).

NAUROIS, R. DE: Les oiseaux reproducteurs des îles de São Tomé et Principe: liste systématique commentée et indications zoogéographiques.

ELZEN, R. VAN DEN, & C. KÖNIG: Vögel des (Süd-)Sudan: taxonomische und tiergeographische Bemerkungen.

KUMERLOEVE, H.: Zur Kenntnis altägyptischer Ibis-Darstellungen unter besonderer Berücksichtigung des Waldrapps, *Geronticus eremita* (Linnaeus, 1758).

NOWAK, E.: Die Schopfkasarka, *Tadorna cristata* (Kuroda, 1917) — eine vom Aussterben bedrohte Tierart (Wissensstand und Vorschläge zum Schutz).

SCHUCHMANN, K.-L., K. KRÜGER & R. PRINZINGER: Torpor in hummingbirds.*

WOLTERS, H. E.: Zur Systematik einiger Passeres aus Kamerun.*

ELZEN, P. VAN DEN: Die Herpetofauna des Brandberges (Südwestafrika).*

MOODY, S. M., & W. BÖHME: Merkmalsvariation und taxonomische Stellung von *Agama doriae* Boulenger, 1885 und *Agama benueensis* Monard, 1951 (Reptilia: Agamidae) aus dem Sudangürtel Afrikas.*

HUGHES, B.: African snake faunas.

ROER, H.: Aktionsraum und Anpassungsphänomene des Dünenkäfers *Onymacris laeviceps* Gebien (Col. Tenebrionidae, Adesmiini) in der Namibwüste.*

THEOWALD, BR., & P. OOSTERBROEK: Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden III. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen (Diptera, Tipulidae).

ULRICH, H.: Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt).*

KRAPP, F.: Pantopoden aus Nordwestafrika (Pycnogonida).*

Einige weitere Beiträge sind angekündigt.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Kleinsäuger aus dem Hochland von Adamaoua, Kamerun

von

R. HUTTERER und U. JOGER

Einleitung

Das Hochland von Adamaoua mit dem 2500 m hohen Tchabal Mbabo liegt am nördlichen Ende einer Reihe von vulkanischen Plateaus und Gebirgsmassiven in Westkamerun. Die Wirbeltierfauna dieser Bergkette hat Prof. M. Eisentraut seit 1938 erforscht. Zunächst erkundete er den Kamerunberg und die vorgelagerte Insel Fernando Poo, später dehnte er seine Untersuchungen auf die Rumpi-Berge, den Kupe, die Manenguba-Berge, das Lefo-Massiv und das Oku-Gebirge aus (Eisentraut 1963, 1973, 1975). Kaum untersucht wurde bisher die Säugetierfauna des Obudu-Plateaus (Nigeria) und des Adamaoua-Plateaus. Zur Säugetierfauna des Hochlandes von Adamaoua kann die vorliegende Arbeit einige Informationen beitragen, auch wenn das interessanteste Gebiet — der Montanwald des Tchabal Mbabo selbst — noch zu erforschen bleibt. Unsere Liste bringt Nachweise von 35 Arten, davon 6 Erstnachweise für Kamerun. Außerdem stellte sich bei der Bearbeitung des Materials ein taxonomisches Problem innerhalb der Gattung *Aethomys*, welches hier kurz Erwähnung findet.

Grundlage für diesen Bericht bilden zwei Aufsammlungen in insgesamt 241 Exemplaren. Zum einen handelt es sich um Material, das J. und U. Joger im Januar 1981 in der Umgebung von Banyo sammelten. Es besteht aus einigen in Alkohol aufbewahrten Fledermäusen und Nagern sowie einer größeren Anzahl von Gewöllschädeln. Diese Sammlung befindet sich im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (= ZFMK) in Bonn. Zum anderen wird über 127 in Alkohol konservierte Kleinsäuger berichtet, die W. Flacke und P. Nagel in den Jahren 1979, 1980 und 1981 im Rahmen eines Projektes „Ökologische Kontrolle von Tsetsefliegen-Bekämpfungsmaßnahmen" in einem Galeriewald südlich Minim sammelten (Müller, Nagel & Flacke 1980, 1981). Dieses Material befindet sich in der Biogeographischen Sammlung der Universität Saarbrücken (= BGSS), einige Belegstücke befinden sich auch im Museum Bonn.

Wir danken Herrn Dr. P. Nagel (Saarbrücken) für die Möglichkeit, dieses Material zu untersuchen, und für die Überlassung von Belegstücken. Herrn Dr. F. Dieterlen (Stuttgart) danken wir für die Begutachtung problematischer Nager, und Herrn Dr. D. Kock (Frankfurt) für Literaturhinweise.

Charakterisierung der Fundorte

Die Fundorte liegen im collinen Bereich des Adamaoua-Plateaus, im südlichen Vorland des 2500 m hohen Tchabal Mbabo (= Genderu-Gebirge) (Abb. 1). Der Vegetationstyp ist in beiden Fällen eine Variante der Guinea-Savanne (Feuchtsavanne) mit laubabwerfendem Trockenwald, welcher allerdings durch häufige „Buschfeuer" bereits gelichtet ist. Die menschliche Besiedlung ist hier noch dünn; die Hauptanbaugebiete liegen in den wasserreichen Tälern, die Hauptviehzuchtregionen in den höheren, tsetsefreien Montanlagen. Im Sammelgebiet von W. Flacke und P. Nagel besteht die Landschaft aus Baumsavanne, durchzogen von scharf abgesetzten Galeriewäldern (Müller, Nagel & Flacke 1980, 1981).

Der Gewöllfund stammt von einem Bergsattel an der Piste Banyo-Sambolabbo, 20 km nördlich Banyo, aus etwa 1300 m Höhe. Er wurde aus einem teilweise ausgehöhlten, noch lebenden Baum geborgen, aus dem eine Eule aufflog, wahrscheinlich ein Perlkauz (*Glaucidium perlatum*), denn die Art wurde in einem am selben Ort aufgestellten Vogelnetz gefangen. Etwa 100 m von der Baumhöhle entfernt befand sich eine Schlucht mit einem (am 22. 1. 1981) ausgetrockneten Bachbett, bestanden mit einem dichten, immergrünen „Galeriebusch" aus Bambus und Lianengewächsen und wenigen stärkeren Bäumen. Dort aufgestellte Schlagfallen erbrachten keinen Fang.

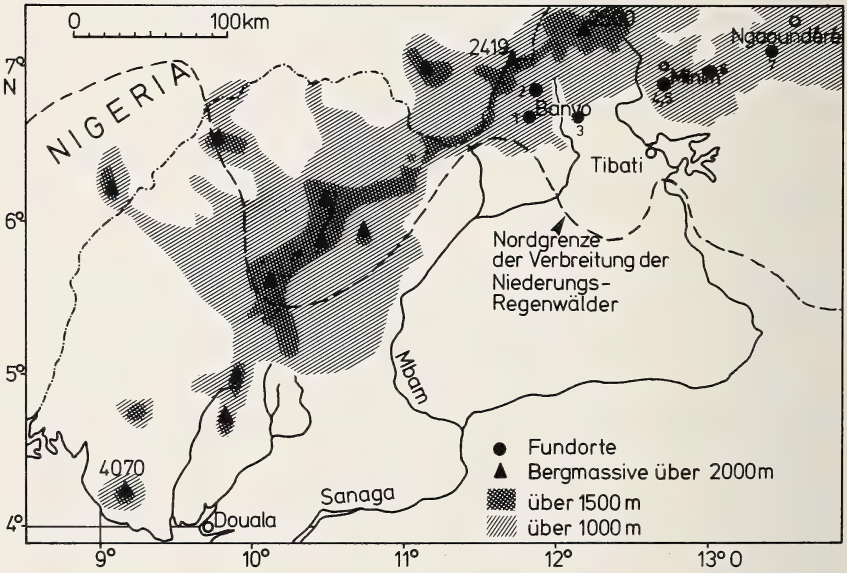

0
100km
7°N
6°
5°
4°
9°
10°
11°
12°
13° 0
NIGERIA
2419
Ngaoundéré
Banyo
1
2
3
4,5
6
7
Tibati
Nordgrenze der Verbreitung der Niederungs-Regenwälder
Mbam
Sanaga
4070
Douala
● Fundorte
▲ Bergmassive über 2000 m
▩ über 1500 m
▨ über 1000 m

Abb. 1: Lage der Fundorte im Westkameruner Gebirgsblock. Die gestrichelte Linie ist die äußerste Verbreitungsgrenze echter Niederungsregenwälder, einschließlich reliktartiger Restbestände (nach „Weltforstatlas", Hamburg und Berlin 1951–80). Nördlich dieser Linie findet man immergrüne Wälder lediglich in geschützten Lagen der Hochgebirge über 2 000 m (Nebelwald) sowie als schmale Bänder entlang der Flußläufe (Galeriewald).

Folgende Fundorte werden im Text erwähnt (Abb. 1):

1) Banyo (6,47 N, 11,50 E)
2) 20 km N Banyo, 1300 m
3) 32 km E Banyo
4) S Minim (6,49 N, 12,52 E), 1200 m
5) Camp bei Minim, wie 4)
6) Martap (6,56 N, 13,00 E)
7) zwischen Likok und Lewa (ca. 7,08 N, 13,14 E)

Kommentierte Artenliste

Soricidae

***Crocidura attila* Dollman.** — 20 km N Banyo: 6 Gewöllschädel. Diese Art wird in der Liste von Heim de Balsac & Meester (1977) als Subspecies von *C. buettikoferi* Jentink geführt. Das Studium der Holotypen beider Arten sowie neuen Materials aus Nigeria und Kamerun zeigt jedoch, daß es sich um zwei verschiedene Arten handelt: eine mittelgroße Art mit einer Schädellänge (Condylobasallänge) von 21,4–22,7 mm und eine kleine Art mit einer Schädellänge von 19,7–21,5 mm; die größere Art, *C. buettikoferi,* hat eine rein westafrikanische Verbreitung von Guinea bis S-Nigeria, die kleinere *C. attila* ist bisher nur aus Kamerun und Zaire bekannt. In Kamerun wurde *C. attila* vorwiegend im Süden des Landes gefangen (Dollmann 1915, Heim de Balsac 1968 b), weiter nördlich ist sie nur vom Kamerunberg bekannt (Heim de Balsac 1957), doch nennt Heim de Balsac (1968 a) ein Stück des Berliner Museums mit der Herkunftsangabe „Bamenda". Die vorliegenden Nachweise aus dem Adamaoua-Plateau machen ein Vorkommen dieser Art im ganzen Hochland von Westkamerun wahrscheinlich.

***Crocidura boydi* Dollman.** — 20 km N Banyo: 39 Gewöllschädel. Der bisher einzige Hinweis auf das Vorkommen dieser Art in Kamerun ist ein Alkoholstück in der Sammlung des Berliner Museum für Naturkunde, „en provenance du Cameroun oriental" (Heim de Balsac & Verschuren 1968), wobei ungeklärt ist, ob dieser Teil der ehemals deutschen Kolonie heute noch zum Staatsgebiet von Kamerun gehört. Die vorliegende große Schädelserie stellt den ersten eindeutigen Beleg aus Kamerun dar und belegt zugleich das westlichste Vorkommen der Artengruppe *lutrella–parvipes–boydi* in Afrika. Die Schädel aus Banyo stimmen völlig mit dem von Heim de Balsac & Verschuren (1968) beschriebenen Material aus dem Garamba-Nationalpark in N-Zaire überein. Da die terra typica für *C. boydi* in N-Zaire liegt, verwenden wir diesen klar definierten Namen. Das neuerdings entworfenen Konzept von Heim de Balsac & Meester (1977), die Arten *boydi, katharina, lutrella, nisa, parvipes* zu Synonymen der südafrikanischen *C. cyanea* zu erklären, scheint ganz abwegig. Denkbar wäre jedoch, daß *lutrella* und *parvipes* ältere Namen für die hier *boydi* genannte Art darstellen.

***Crocidura denti* Dollman.** — 16 Ex. — 20 km N Banyo: 10 Gewöllschädel; S Minim: 6 Ex., in Alkohol, Schädel entnommen. Die Art wurde erst 1957/58 von Eisentraut (Heim de Balsac 1959) für Kamerun nachgewiesen. Inzwischen sind weitere Funde in Südkamerun bekannt geworden (Heim de Balsac 1968 b, 1970), vor allem aus der Umgebung von Yaounde, wo die Art zu den häufigsten Spitzenmäusen überhaupt zählt. Auch im Hochland von Adamaoua scheint die Art zu dominieren; sie nimmt damit eine ähnliche ökologische Position ein wie *C. foxi* Thomas in den Savannen von Nigeria, Ghana, Elfenbeinküste und anderer westafrikanischer Staaten. Daß die Art in Kamerun nicht selten ist, sondern eher übersehen wurde, zeigen auch zwei bisher undeterminierte Exemplare im Zoologischen Museum Hamburg (ZMH 38453), die bereits am 1. September 1904 im Botanischen Garten von Victoria gefangen worden waren.

***Crocidura dolichura* Peters.** — 20 km N Banyo: 8 Gewöllschädel. Diese langschwänzige Art ist in den Regenwaldregionen Afrikas weit verbreitet, in Sammlungen aber meist selten. Eine Verbreitungskarte gibt Hutterer (1981); das Vorkommen im Hochland von Adamaoua erweitert die Verbreitung der Art etwas nach Norden. Zweifellos ist sie dort an Regenwaldreste gebunden.

***Crocidura flavescens bueae* Heim de Balsac & Barloy.** — 20 km N Banyo: 2 Gewöllschädel. Diese relativ kleine „Riesenspitzmaus" ist endemisch für das Kameruner Hochland. Bekannt ist sie bisher vom Kamerunberg, aus den Manenguba-Bergen und vom Lefo-Massiv (Heim de Balsac 1975).

***Crocidura gracilipes* Peters.** — 7 Ex. — 20 km N Banyo: 2 Gewöllschädel; S Minim: 5 Ex., in Alkohol, Schädel entnommen. Die Tiere aus dem südlich Minim gelegenen Gebiet wurden im Galeriewald gefangen. Wir folgen Heim de Balsac & Meester (1977) in der Anwendung des Namens *gracilipes* an Stelle von *hildegardae* Thomas. Schädel dieser Art aus Kamerun lassen sich nicht von solchen aus Zaire oder Kenia unterscheiden. *C. gracilipes* ist demnach eine Art, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in Ostafrika hat und die in Kamerun, eventuell auch in Guinea (Heim de Balsac 1968 a) ihre Westgrenze erreicht.

***Crocidura manengubae* Hutterer.** — 20 km N Banyo: 3 Gewöllschädel. Diese im Schädelbau markante Art wurde erst kürzlich nach zwei Exemplaren vom Manenguba-See beschrieben (Hutterer 1982). Sie stellt eine besonders kleine und grazile Art der *C. maurisca*-Gruppe dar und ist vermutlich endemisch für das Kameruner Hochland. Die drei vorliegenden Schädel aus dem Hochland von Adamaoua stimmen gut mit dem Holo- und Paratypus überein, sie zeigen besonders deutlich das sehr schmale Rostrum der Art.

***Crocidura roosevelti* (Heller).** — 20 km N Banyo: 8 Gewöllschädel. Dies ist der erste Nachweis der Art für Kamerun; er fügt sich gut in das bisher bekannte Verbreitungsmuster (Hutterer 1981), das fast linear um den zentralafrikanischen Regenwaldblock von N-Angola über W-Tanzania, Rwanda, Uganda, N-Zaire, Zentralafrika und Kamerun verläuft. *C. roosevelti* ist ökologisch eine Form der Übergangszone Regenwald–Savanne. Die Art kommt auch in S-Kamerun vor, wie bisher unbearbeitetes Material des Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris aus der Umgebung von Yaounde (Nkolngem, leg. J.-L. Amiet, VI. 1970) belegt.

***Crocidura turba* Dollman.** — 20 km N Banyo: 2 Gewöllschädel. Die Art wurde von Heim de Balsac (1970) von mehreren Fundorten in S-Kamerun genannt. Ihre genaue Verbreitung ist bisher unklar, da sie leicht mit anderen Arten wie *C. zaodon* Osgood verwechselt werden kann. Mit Sicherheit kommt sie in Zambia, Zaire und Angola vor. In Kamerun erreicht die Art vermutlich ihre Westgrenze.

***Suncus infinitesimus* (Heller).** — 20 km N Banyo: 13 Gewöllschädel. Der Fund dieser winzigen Spitzmaus in Kamerun ist bemerkenswert. Bisher ist die Art in größerer Anzahl nur aus Südafrika und Kenya bekannt, ein Einzelfund liegt aus Bangui (Zentralafrikanische Republik) vor (Heim de Balsac & Meester 1977). Der Nachweis für Kamerun macht eine viel weitere Verbreitung der Art wahrscheinlich. Zu bemerken ist jedoch, daß ein für N-Nigeria gemeldetes Vorkommen (Heim de Balsac & Meester 1977) sich nicht auf *S. infinitesimus,* sondern auf *Suncus etruscus* (Savi) bezieht (Hutterer, unveröff.). Der Schädel von *S. etruscus* ist flacher und kürzer als der von *S. infinitesimus.* Sehr ähnlich ist auch *Sylvisorex johnstoni* (Dobson), die auch im gleichen Gebiet zu erwarten ist. Im Vergleich zu dieser Art unterscheidet sich *S. infinitesimus* durch einen kleineren und einfacher konstruierten oberen M^3, durch eine glatte Schneidekante des unteren Inzisivus, und durch einen zierlichen Condylus.

***Sylvisorex megalura* Jentink.** — 5 Ex. — 20 km N Banyo: 4 Gewöllschädel; S Minim: 1 Ex., in Alkohol, Schädel entnommen. Diese langschwänzige Spitzmaus ist im tropischen Afrika weit verbreitet, allerdings nirgends häufig. Sie lebt sowohl im Wald als auch in der Savanne.

Pteropodidae

***Lissonycteris angolensis* (Bocage).** — S Minim: 8 Ex., in Alkohol, Schädel entnommen. Alle Flughunde wurden im Galeriewald gefangen, ein Jungtier von 33,8 g am 12. April 1979. Diese Art ist in ganz Kamerun häufig und kommt in allen Höhenstufen vor. Eisentraut (1973) fing sie am Kupe noch in 2000 m Höhe. Bereits in Müller, Nagel & Flacke (1980, 1981) erwähnt.

***Myonycteris torquata* (Dobson).** — S Minim: 2 Ex., in Alkohol. Die beiden Halsbandflughunde wurden im Galeriewald gefangen. Die Art ist in Kamerun eher selten. Bergmans (1976) nennt in seiner Revision der Gattung 6 Fundorte aus S-Kamerun, Haiduk et al. (1980) den ersten Fund in N-Kamerun bei Ngaoundéré, nicht weit von dem hier behandelten Gebiet. Nach der Verbreitungskarte von Bergmans (1976) zu urteilen, liegen die beiden Fundorte in N-Kamerun an der nördlichen Arealgrenze der Art.

***Micropteropus pusillus* Peters.** — 21 Ex. — 20 km N Banyo: 5 Ex., in Alkohol; 32 km E Banyo: 5 Ex., in Alkohol; S Minim: 11 Ex., in Alkohol. Alle Flughunde wurden im Galeriewald gefangen; ein Weibchen von S Minim trug am 22. März 1979 ein 5,4 g schweres Jungtier. Die Art wurde bereits von Müller, Nagel & Flacke (1980/81) erwähnt.

Hipposideridae

***Hipposideros commersoni gigas* (Wagner).** — S Minim: 9 Ex., in Alkohol. Die aus einem Männchen und acht Weibchen bestehende Gruppe wurde mit Netzen im Galeriewald gefangen. Diese große und auffällig orange gefärbte Hufeisennase ist in der Guinea-Savanne Afrikas weit verbreitet. — Erwähnt von Müller, Nagel & Flacke (1980/81).

***Hipposideros ruber guineensis* Andersen.** — S Minim: 2 Ex., in Alkohol. Ein Männchen und ein Weibchen aus Galeriewald. Die Art ist nach Eisentraut (1973) in Kamerun häufig und nach seinen Beobachtungen mehr an feuchte Waldregionen gebunden als die ähnliche *H. caffer* (Sundevall).

Vespertilionidae

***Pipistrellus nanulus* Thomas.** — S Minim: 4 Ex., in Alkohol. Alle Zwergfledermäuse stammen aus Galeriewald. Ein 5,0 g schweres Weibchen war am 23. März 1979 tragend mit zwei Embryonen von einer Scheitel-Steißlänge von 12,2 mm. — Erwähnt von Müller, Nagel & Flacke (1980/81).

***Eptesicus capensis* (A. Smith).** — S Minim: 1 ♀ aus Galeriewald, März 1981 (BGSS, in Alkohol, Schädel entnommen). Maße: Unterarmlänge 30,5 mm; Breite M^2–M^2 5,3 mm; Länge C–M^3 4,5 mm. Nach dem Bestimmungsschlüssel von Koopman (1975) und nach direktem Vergleich mit Material aus Zambia und Äthiopien handelt es sich bei dieser dunkelflügeligen Fledermaus eindeutig um *E. capensis.* Für Kamerun ist das der zweite Nachweis; der erste Fund wurde von Aellen (1952) aus Mbé (N Ngaoundéré) gemeldet. Die Art hat nach Hayman & Hill (1971) eine weite Verbreitung; Koopman (1975) und Kock (1981) nennen Vorkommen von Südafrika bis Zaire und Sudan, westafrikanische Fundorte nennen Bergmans (1977) aus Nigeria und Robbins (1980) aus Benin.

***Eptesicus guineensis* (Bocage).** — S Minim: 2 Ex. (BGSS, in Alkohol, Schädel entnommen). Beide Männchen aus Feuchtsavanne. Eines der Tiere wog 6,1 g. Die Art wird hiermit erstmalig aus Kamerun nachgewiesen. Vereinzelte Funde sind von Senegal bis Sudan und Äthiopien bekannt.

***Scotoecus hirundo hirundo* (De Winton).** — S Minim: 1 ♂, in Alkohol, Schädel entnommen. Aus Feuchtsavanne. Gewicht 13,9 g. Unterarmlänge 33,1 mm. Schädel: Größte Länge 14,6 mm; Condylobasallänge 13,8 mm; Länge C–M^3 5,8 mm; Breite M^3–M^3 7,3 mm. Die Maße stimmen gut mit den von Robbins (1980) für Männchen aus Benin und Ghana angegebenen Werten, einige Schädelmaße liegen bereits an der oberen Variationsgrenze. Die Art wurde erst 1974 aus Kamerun nachgewiesen, und zwar aus Mokolo in den Mandara-Bergen und aus Yogoua an der Grenze zum Tschad (Hill 1974). Das vorliegende Exemplar belegt also den dritten Fundort in Kamerun.

***Scotophilus viridis nigritellus* De Winton.** — S Minim: 2 Ex., in Alkohol, Schädel entnommen. Ein lactierendes, zwei Embryonen tragendes Weibchen wurde am 2. April 1979 in der Savanne südlich Minim gefangen. Das zweite Tier, ein Männchen, stammt aus Galeriewald. Die Zuordnung der Art zu *nigritellus* wurde nach Robbins & De Vree (1981) vorgenommen.

Miniopteridae

***Miniopterus schreibersi villiersi* Aellen.** — S Minim: 1 Ex., in Alkohol, Schädel entnommen. Aus Galeriewald. Das Weibchen war tragend und wog 13,0 g (31. März 1979).

Viverridae

***Viverra civetta* Schreber.** — Zwischen Likok und Lewa: 1 Schädel. Der Schädel der Zibetkatze stammt aus einer im Gebiet aufgefundenen Mumie.

Muridae

***Oenomys hypoxanthus* (Pucheran).** — 20 km N Banyo: 1 Gewöllschädel. Die Rotnasenratte kommt in Westkamerun vorwiegend in Montangebieten vor. Der hier genannte Fund liegt schon außerhalb des von Dieterlen & Rupp (1976) skizzierten geschlossenen Verbreitungsgebietes dieser Art. Über eine subspezifische Zuordnung erlaubt der Schädelfund keine Aussage.

Dasymys incomptus **(Sundevall).** — 20 km N Banyo: 4 Gewöllschädel. Eisentraut (1973) gibt eine Übersicht der Fundorte in W-Kamerun. Die Art ist dort auf Montangebiete beschränkt und meidet den geschlossenen Niederungswald. Die Populationen vom Kamerunberg wurden von Eisentraut (1963) als Unterart *longipilosus* beschrieben. Die vorliegenden Gewöllnachweise geben für die Unterartfrage keine Informationen.

Lemniscomys striatus **(Linnaeus).** — 3 Ex. — 20 km N Banyo: 1 Gewöllschädel; S Minim: 2 Ex., in Alkohol. Die beiden Streifenmäuse wurden in der Savanne gefangen. Sie zeigen deutlich das Streifenmuster von *striatus,* nicht das von *mittendorfi* Eisentraut. *Lemniscomys striatus* ist damit vom Kamerunberg, von den Manenguba-Bergen (Eisentraut 1973, 1975) und vom Adamaoua-Plateau bekannt. Im dazwischen liegenden Oku-Gebirge lebt *L. mittendorfi,* nach Van der Straeten & Verheyen (1980) eine selbständige Art.

Aethomys hindei **(Thomas).** — S Minim: 1 ♀ ad. (ZFMK, in Alkohol, Schädel entnommen). Aus Savanne. Gewicht 122,7 g. Körpermaße: Kopf-Rumpflänge 145 mm; Schwanzlänge 180 mm; Hinterfuß 29,2 mm; Ohr 17,5 mm. Schädel: Größte Länge 39,9 mm; Jochbogen-Breite 19,0 mm; Interorbitalbreite 5,6 mm; Mastoid-Breite 15,7 mm; Diastema 10,4 mm; Nasalia-Länge 16,6 mm; Länge der oberen Molarenreihe 6,1 mm. Die Taxonomie der Gattung *Aethomys* ist verworren. Davis (1975) führt neun verschiedene Arten auf, für Westafrika nennt er nur *Aethomys hindei stannarius* (Thomas) aus Nigeria; von dieser Nennung abgesehen endet die Verbreitung der süd- und ostafrikanischen Gattung in Zaire. Auch Rosevear (1969) kennt keine weiteren Exemplare der Gattung aus Westafrika außer dem Typus von *Aethomys stannarius.* Eisentraut (1975) machte erstmals zwei Stück aus Mokolo in den Mandara-Bergen N-Kameruns als *Aethomys hindei stannarius* bekannt. Diese wichtigen Nachweise befinden sich im Museum Alexander Koenig (ZFMK 74360, 74361). Sie stimmen in zahlreichen Details mit dem Typus von *stannarius* überein, weichen aber von *hindei* deutlich ab. Das neue Stück aus dem Hochland von Adamaoua (ZFMK 811706) verhält sich in seinen Merkmalen genau anders herum. Nach eingehendem Vergleich der drei Kameruner Stücke mit Literatur und Material aus Zaire, Sudan, Tanzania und Namibia kommen wir zu dem Schluß, daß *Aethomys hindei* (Thomas) und *Aethomys stannarius* (Thomas) zwei verschiedene Arten sind, die sich in Größe, Färbung und Schädelmerkmalen gut trennen lassen. *Aethomys hindei* wird hier erstmalig für Kamerun nachgewiesen, zugleich ist das der westlichste Fundort der Art in Afrika. — *Aethomys stannarius* unterscheidet sich von der vorigen Art durch kleine Körpermaße, längere Ohren, und durch einen scharf abgesetzten weißen Bauch. Der Schädel von *stannarius* ist klein bei vergleichbaren Molarenlängen, außerdem sind die Bullae auffallend kleiner als bei *hindei. Aethomys stannarius* ist bisher in drei Exemplaren bekannt, dem Typus aus N-Nigeria (Thomas 1913) und den zwei Stücken aus N-Kamerun (Eisentraut 1975). Einige Körper- und Schädelmaße seien hier angeführt (in der Reihenfolge: B. M. 13.2.5.7. ♀, ZFMK 74360 ♂, ZFMK 74361 ♂): Kopf-Rumpflänge 126, 116, 135; Schwanzlänge 139, 156, 170; Hinterfuß 28, 28, 30; Ohr 20, 19, 18; Schädel: Totallänge 34,6, 32,2, 34,7; Jochbogen-Breite 16,4, 15,5, 16,1; Interorbitalbreite 4,9, 4,9, 4,9; Bullae 5,3, 5,4, 5,4; Länge der oberen Molarenreihe 7,1, 6,2, 6,2; Breite M^1–M^1 7,3, 6,3, 6,6 mm.

***Praomys jacksoni* (De Winton).** — 42 Ex. — 20 km N Banyo: 4 Gewöllschädel; 32 km E Banyo: 2 Ex., in Alkohol; S Minim; 36 Ex., in Alkohol, Schädel zum Teil entnommen. Die Ratten wurden sowohl in der Savanne als auch im Galeriewald gefangen. Die Art hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in Zentralafrika und kommt in W-Kamerun nur lokal in Montangebieten vor. Eine Übersicht der Fundorte gibt Eisentraut (1973, 1975). Im Hochland von Adamaoua ist *Praomys jacksoni* der häufigste Nager überhaupt. Müller, Nagel & Flacke (1980/81) nennen ihn unter dem Namen *P. tullbergi,* diese Art wurde jedoch nicht gesammelt.

***Mastomys huberti* (Wroughton).** — 7 Ex. — 20 km N Banyo: 4 Gewöllschädel; S Minim: 3 Ex., in Alkohol, Schädel entnommen. Die Vielzitzenratten wurden in der Savanne gefangen. Unter Berücksichtigung von Petter's (1977) Studie können die Tiere als *M. huberti* klassifiziert werden. Die andere westafrikanische Art, *M. erythroleucus* (Temminck), ist für das Gebiet durch Kock (1978) nachgewiesen. Beide Arten sind auch in den Aufsammlungen aus N- und W-Kamerun enthalten, über die Eisentraut (1973, 1975) berichtet hat. Die Vielzitzenratten sind Bewohner des Graslandes und der menschlichen Siedlungen, wo ihnen eine bedeutende Rolle als Reservoir für den Virus des Lassa Fiebers zukommt (Robbins & Krebs 1981).

***Mus musculoides* Temmink.** — 10 Ex. — 20 km N Banyo: 8 Gewöllschädel; S Minim: 2 Ex., in Alkohol, Schädel entnommen. Zwei Weibchen wurden in der Savanne bei Minim gefangen. Die Art wird bei Müller, Nagel & Flacke (1980/81) erwähnt.

***Mus setulosus* Peters.** — 4 Ex. — 20 km N Banyo: 1 Gewöllschädel; S Minim: 3 Ex., in Alkohol, Schädel entnommen. Die Mäuse wurden im Galeriewald und in Savanne gefangen. Die Art ist in Kamerun häufig und wurde von Eisentraut (1973) vom Kamerunberg bis zum Oku-Gebirge gefangen. Ihr Gesamtareal erstreckt sich von Guinea bis Äthiopien.

***Lophuromys sikapusi* (Temminck).** — 20 km N Banyo: 1 Gewöllschädel. Diese Bürstenhaarmaus ist nach Dieterlen (1976) in der Berggrassavanne Kameruns sehr häufig. Die Vorkommen im Adamaoua liegen nach seiner

Verbreitungskarte an der Nordgrenze des Areals. Dieterlen (1979) beschrieb nach zwei Stücken vom Lefo-Massiv die kleine Unterart *L. sikapusi eisentrauti,* deren Status (Art oder Unterart?) nach unserer Meinung nicht ganz geklärt ist. Möglicherweise handelt es sich um eine eigene Art und wäre dann neben *Lemniscomys mittendorfi* und *Praomys hartwigi* ein weiterer endemischer Nager der westkameruner Gebirge.

***Uranomys ruddi* Dollman.** — 20 km N Banyo: 3 Gewöllschädel. Die weißbäuchige Bürstenhaarmaus wird hiermit erstmals für Kamerun nachgewiesen. Der Fund schließt eine Verbreitungslücke, die bisher zwischen den westafrikanischen Vorkommen von Senegal bis Nigeria und den ostafrikanischen von Zaire bis Mozambique bestand (Misonne 1974). Dennoch weist die Art eine merkwürdig zerstreute Verbreitung auf. Ihr Lebensraum ist die Savanne.

Thryonomyidae

***Thryonomys swinderianus* (Temminck).** — Bei Minim: 1 Schädel. Der Schädel der juvenilen Rohrratte wurde einem gebratenen Tier entnommen. Die Art lebt sehr versteckt, wird aber häufig von Einheimischen gegessen. Die großen Molaren deuten klar auf die Zugehörigkeit zu *T. swinderianus.*

Leporidae

***Lepus whytei* Thomas.** — Martap: 1 Kopf, in Alkohol. Der Fundort des Hasen liegt innerhalb des bekannten Areals.

Tiergeographische Anmerkungen

Das Adamaoua-Plateau liegt außerhalb des Verbreitungsgebietes der Niederungs-Regenwälder (Abb. 1). Unsere Fundorte liegen mit 1200–1300 m Höhe noch nicht im Bereich der Montanwälder und -savannen, sondern im Galeriewald-Savanne-Mosaik. Entsprechend setzt sich die Kleinsäugerfauna aus weit verbreiteten Savannenarten und Regenwaldarten zusammen, wobei letztere aus den Galerwiewäldern stammen. Viele der an Wald gebundenen Arten gehen aber auch in die montanen Nebelwälder hinauf, wo sie zum Teil regionale Farbvarianten ausbilden (vgl. Eisentraut 1973). Von den Endemiten des Kameruner Montanblocks sind in den vorliegenden Aufsammlungen keine vertreten, mit Ausnahme von *Crocidura manengubae,* die aber nur durch Gewöllschädel belegt ist und daher aus höheren Regionen stammen könnte. Dieser Fund kann auch als Hinweis auf das Vorhandensein einer montanen Säugetierfauna auf dem Tchabal Mbabo gewertet werden.

Einige der hier für das Adamaoua-Plateau genannten Arten erreichen im Kameruner Montanblock ihre westliche Verbreitungsgrenze (*Crocidura attila, C. boydi, C. denti, C. turba, Aethomys hindei*), keine Art hat dort ihre Ostgrenze. Auch viele andere Arten aus Zentral- und Ostafrika erreichen in W-Kamerun eine Verbreitungsgrenze; Beispiele sind *Chrysochloris stuhlmanni, Paracrocidura schoutedeni, Sylvisorex granti, S. ollula, Hipposideros camerunensis, Nycteris major, Tadarida ansorgei, Dendromus mesomelas, Deomys ferrugineus, Colomys goslingi, Malacomys longipes, Otomys* sp., *Praomys morio,* und *Funisciurus isabella*. Aus tiergeographischer Sicht muß man daher Kamerun einschließlich des westkameruner Montanblocks bereits zu Ostafrika rechnen. Grubb (1978) schließt Kamerun in eine „West Central Region" ein, die in ihrer Abgrenzung aber der tiergeographischen Bedeutung des Kameruner Montanblocks nicht gerecht wird, da ihre hypothetischen Grenzen nach Westen bis zum „Dahomey Gap" reichen.

Bedeutend ist der Anteil endemischer Säuger in W-Kamerun. Zu nennen sind hier *Sylvisorex morio, Pipistrellus eisentrauti, Cercopithecus preussi, Montisciurus cooperi* und *Praomys hartwigi* als Endemiten der Montanwälder, *Myosorex preussi, M. eisentrauti, Crocidura vulcani, C. eisentrauti, C. manengubae* und *Lemniscomys mittendorfi* als Endemiten der Montansavannen. Außerdem gibt es eine große Zahl an ausgeprägten Sub- oder Semispezies, wie zum Beispiel *Hylomyscus (aeta) grandis* oder *Lophuromys (sikapusi) eisentrauti,* deren Status noch einer Klärung bedarf. Die westkameruner Montangebiete weisen also eine bemerkenswerte Faunenzusammensetzung auf, deren Eigenständigkeit Eisentraut (1968, 1969) mehrfach unterstrichen hat.

Zusammenfassung

35 Kleinsäugearten werden aus dem Hochland von Adamaoua (Kamerun) gemeldet. Erstnachweise für Kamerun sind *Suncus infinitesimus, Crocidura boydi, C. roosevelti, Eptesicus guineensis, Aethomys hindei* und *Uranomys ruddi.* Artstatus wird *Crocidura attila* und *Aethomys stannarius* gegeben, und die Merkmale von *Aethomys stannarius* und *Aethomys hindei* werden beschrieben. — Die Säugetierfauna des Westkameruner Montanblocks besteht zu einem großen Teil aus ostafrikanischen Arten und aus Endemiten.

Summary

35 species of small mammals are recorded from the Adamaoua highlands of Cameroun. Six represent first records from Cameroun: *Suncus infinitesimus, Crocidura boydi, C. roosevelti, Eptesicus guineensis, Aethomys hindei* and *Uranomys ruddi.*

Crocidura attila and *Aethomys stannarius* are raised to specific rank, and the characters of *Aethomys stannarius* and *Aethomys hindei* are described. — A considerable amount of mammals of the Cameroun mountains are East African species and endemics.

Résumé

35 espèces de petits mammifères sont signalés du plateau de l'Adamaoua (Cameroun). *Suncus infinitesimus, Crocidura boydi, C. roosevelti, Eptesicus guineensis, Aethomys hindei* et *Uranomys ruddi* sont cités du Cameroun pour la première fois. Le rang d'espèce est donné à *Crocidura attila* ainsi qu'à *Aethomys stannarius.* Les charactères spécifiques d'*Aethomys stannarius* et d'*Aethomys hindei* sont décrits. — Une grande partie des mammifères de la faune montagnarde camerounaise se constitue de formes est-africaines ou bien endémiques.

Literatur

Aellen, V. (1952): Contribution à l'étude des chiroptères du Cameroun. — Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat., 8 : 1–121.

Bergmans, W. (1976): A revision of the African genus *Myonycteris* Matschie, 1899 (Mammalia, Megachiroptera). — Beaufortia 24 : 189–216.

— (1977): An annotated inventory of three small collections of Nigerian Microchiroptera (Mammalia, Chiroptera). — Z. Säugetierkunde 42 : 279–289.

Davis, D. H. S. (1975): Genus *Aethomys,* Part 6.6., pp. 1–5, in (Meester, J., & H. W. Setzer, eds.), The mammals of Africa: an identification manual. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Dieterlen, F. (1976): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874. Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. — Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, Nr. 285 : 1–96.

— (1979): Zur Kenntnis der Gattung *Lophuromys* (Muridae; Rodentia) in Kamerun und Gabun. — Bonn. zool. Beitr. 29 : 287–299.

— & H. Rupp (1976): Die Rotnasenratte *Oenomys hypoxanthus* (Pucheran, 1855) (Muriden, Rodentia) — Erstnachweis für Äthiopien und dritter Fund aus Tansania. — Säugetierkundl. Mitt. 24 : 229–235.

Dollmann, G. (1915): On the African shrews belonging to the genus *Crocidura.* — IV. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 16 : 124–146.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. 353 pp. — Hamburg & Berlin.

— (1968): Die tiergeographische Bedeutung des Oku-Gebirges im Bamenda-Banso-Hochland (Westkamerun). — Bonn. zool. Beitr. 19 : 170–175.

— (1969): Gibt es in West-Afrika eine auf Montangebiete beschränkte Säugetierfauna? — Bonn. zool. Beitr. 20 : 325–334.

— (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3, 428 pp. + pl. 1–5.

— (1975): Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 26 : 76–93.

Grubb, P. (1978): Patterns of speciation in African mammals. — Bull. Carnegie Mus. nat. His. 6 : 152–167.

Haiduk, M. W., L. W. Robbins, R. L. Robbins & D. A. Schlitter (1980): Karyotypic studies of seven species of African Megachiropterans (Mammalia: Pteropodidae). — Ann. Carnegie Mus. 49: 181–191.

Hayman, R. W., & J. E. Hill (1971): Order Chiroptera, Part. 2, pp. 1–73, in (Meester, J., & H. W. Setzer, eds.), The mammals of Africa: an identification manual. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Heim de Balsac, H. (1957): Insectivores Soricidae du Mont Cameroun. — Zool. Jb. Syst. 85: 501–672.

— (1959): Nouvelle contribution à l'étude des Insectivores Soricidae du Mont Cameroun. — Bonn. zool. Beitr. 10: 198–217.

— (1968 a): Contribution à l'étude des Soricidae de Fernando Po et du Cameroun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 15–42.

— (1968 b): Contributions à la faune de la région de Yaoundé I. — Premier aperçu sur la faune des Soricidae (Mammifères Insectivores). — Ann. Fac. Sci. Cameroun 1968, No. 2: 49–58.

— (1970): Contributions à la faune de la région de Yaoundé IV. — Nouvel aperçu sur la faune des Soricidae (Mammifères Insectivores). — Ann. Fac. Sci. Cameroun 1970: 101–108.

— (1975): Nouvelles données sur la faune soricidienne du Cameroun. — Bonn. zool. Beitr. 26: 94–99.

— & J. Meester (1977): Order Insectivora, Part 1, pp. 1–29, in (Meester, J., & H. W. Setzer, eds.), The mammals of Africa: an identification manual. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

— & J. Verschuren (1968): Insectivores. — Expl. Parc nat. Garamba, Miss. de Saeger, No. 54: 50 pp. — Institut des Parcs Nationaux, Kinshasa.

Hill, J. E. (1974): A review of *Scotoecus* Thomas, 1901 (Chiroptera: Vespertilionidae). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 27: 169–188.

Hutterer, R (1981): Nachweis der Spitzmaus *Crocidura roosevelti* für Tanzania. — Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, Nr. 342: 1–9.

— (1982): *Crocidura manengubae* n. sp. (Mammalia: Soricidae), eine neue Spitzmaus aus Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 32: 241–248.

Kock, D. (1981): Zur Chiropteren-Fauna von Burundi (Mammalia). — Senckenbergiana biol. 61: 329–336.

Koopman, K. F. (1975): Bats of the Sudan. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 1543: 353–555.

Misonne, X. (1974): Order Rodentia, part 6, pp. 1–39, in (Meester, J., & H. W. Setzer, eds.), The mammals of Africa: an identification manual. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Müller, P., P. Nagel & W. Flacke (1980): Ökologischer Einfluß von Tsetsefliegenbekämpfung mit Dieldrin im Hochland von Adamaoua (Kamerun). — Amazoniana 7: 31–48.

—, — & — (1981): Ecological side effects of Dieldrin application against Tsetse flies in Adamaoua, Cameroon. — Oecologia 50: 187–194.

Robbins, C. B. (1980): Small mammals of Togo and Benin. I. Chiroptera. — Mammalia 44: 83–88.

— & F. De Vree (1981): Systematic revision of African *Scotophilus* (Chiroptera, Vespertilionidae). — African Small Mammal Newsletter, s. n. 4 : 41.

— & J. W. Krebs, Jr. (1981): A review of the Sierra Leone *Mastomys* /Lassa feaver project. — African Small Mammal Newsletter, s. n. 4 : 21.

Rosevear, D. R. (1969): The rodents of West Africa. 604 pp. — Trustees of the British Museum (Natural History), London.

Thomas, O. (1913): New African *Epimys* and *Jaculus*. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 11 : 481–485.

Van der Straeten, E., & W. N. Verheyen (1980): Relations biométriques dans le groupe spécifique *Lemniscomys striatus* (Mammalia, Muridae). — Mammalia 44 : 73–82.

Anschriften der Verfasser: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D 5300 Bonn 1; Ulrich Joger, Fachbereich Biologie (Zoologie) der Philipps-Universität, Karl-von-Frisch-Straße, D 3550 Marburg.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Les Soricidae (Mammifères Insectivores) des îles du Golfe de Guinée: faits nouveaux et problèmes biogéographiques

par

H. HEIM DE BALSAC† et R. HUTTERER

Vorbemerkung: Prof. H. Heim de Balsac verstarb im 81. Lebensjahr am 27. November 1979 in Paris. Mit Prof. M. Eisentraut verband ihn eine fast dreißigjährige Zusammenarbeit, wovon allein vier von ihm verfaßte Arbeiten über die Spitzmäuse von Kamerun und Fernando Po in den Bonner zoologischen Beiträgen (1959, 1968, 1970, 1975) Zeugnis ablegen; andere Bearbeitungen der Eisentraut'schen Sammlungen erschienen im Zoologischen Anzeiger (1956), Zoologischen Jahrbuch (1957), und in Mammalia (1956, 1966). Weitere Beiträge waren von „H. d. B." geplant, so eine Bearbeitung der Spitzmäuse des Senegal, und von Ratten der Gattung *Otomys* aus Kamerun. Auch der vorliegende Beitrag fand sich als Entwurf im Nachlaß von H. d. B. Er stellt die natürliche Fortsetzung der Bearbeitungen der Soricidae des Kamerungebirges und der Insel Fernando Po dar. Bei der Abfassung des Beitrages haben mich in überaus großzügiger Weise die Kollegen Dr. R. de Naurois, Brunoy, Prof. M. Lamotte, Dr. F. Petter und Dr. M. Tranier, Paris, unterstützt. Auch in ihrem Sinne ist dieser Beitrag Herrn Prof. M. Eisentraut in Verbundenheit gewidmet. R. H.

Quatre îles (Fernando Po, Principe, São Tomé, Annobon) émergent du Golfe de Guinée, dans le prolongement des volcans continentaux qui sont eux-mêmes ordonnés de façon sensiblement rectiligne depuis le Mt. Cameroun jusqu'au plateau de l'Aadamaoua. Les recherches récentes de M. Eisentraut à Fernando Po, d'une part, celles de R. de Naurois à Principe et à São Tomé d'autre part, et les faits nouveaux qui en résultent, apportent une connaissance suffisante de la faune des Soricidae de ces trois îles pour éclairer d'un jour nouveau les deux caractéristiques de leur peuplement par des Mammifères terrestres et aptères: d'une part une réduction de la faune, d'autre part des connexions avec les masses continentales. La première de ces caractéristiques concerne essentiellement Fernando Po, dont le rattachement au Mt. Cameroun jusqu'à une date récente ne fait aucun doute. Les connexions éventuelles de São Tomé et de Principe avec la plateforme africaine semblent impliquées, — en dépit des apparences — non seulement par la présence de certains Reptiles et Amphibiens, mais essentiellement par l'existence, dans chacune de ces îles, d'un Soricidé particulier qui est resté ignoré ou qui a été négligé par les biogéographes.

Fernando Po est à la fois la plus grande des quatre îles et la plus rapprochée du Continent. Longue de 70 km environ selon son grand axe et large en moyenne de 30 km, elle présente une superficie de quelque 2000 km^2,

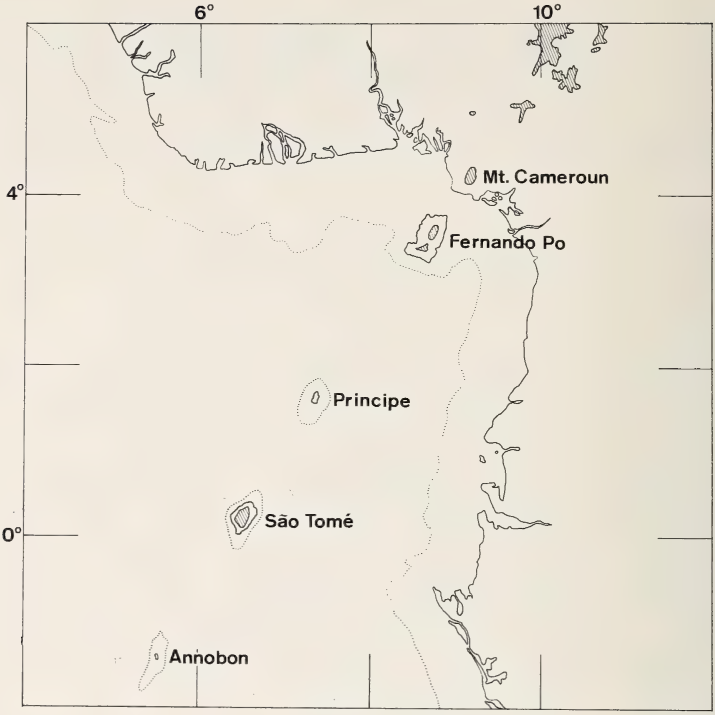


Fig. 1. Mont Cameroun et les îles du Golfe de Guinée (les noms actuels pour Fernando Po et Annobon sont Bioko et Pagulu). Haché: au-dessus de 1500 m.

avec deux massifs montagneux culminant, l'une à 3008 m et l'autre à 2260 m. Elle est distante du Continent de 32 à 35 km au point le plus rapproché (pied du Mt. Cameroun), mais la carte du rivage et des profondeurs marines montre que l'isobathe de 100 m enveloppe Fernando Po et que le détroit qui sépare l'île de la masse africaine ne dépasse pas 60 m de profondeur (Fig. 1). Il est évident qu'au cours du Pleistocène, les régressions marines contemporaines de glaciations (la fin de la dernière ne remonte qu'à dix ou douze millénaires) ont mis en connexion Fernando Po et la côte africaine, notamment le Mt. Cameroun. Ceci permet de dire que Fernando Po fait partie du même massif volcanique que le Mt. Cameroun, auquel il a dû être relié à plusieurs reprises au moins durant le Quaternaire. Le peuplement de Fernando Po par des Mammifères terrestres rend bien compte de ces données de la Géologie: il est relativement riche et comprend prèsque tous les groupes figurants au Cameroun, avec notamment représentants des Soricidae (Eisentraut 1973). On constate toutefois une réduction du nombre des espèces qui représentent ces divers groupes. On peut imaginer une série de causes à cette réduction: ou bien certaines espèces n'existaient pas sur les rivages camerounais durant les périodes de connexion, ou bien il s'est fait à l'intérieur de Fernando Po, au cours des phases insulaires, une sélection par concurrence entre espèces ou une extinction de certaines d'entre elles par suite de conditions écologiques imparfaites. Le fait n'est pas particulier à cette île et se présente de façon analogue dans bien des domaines insulaires.

En ce qui concerne les Soricidae, nous pouvons nous rendre compte avec une précision suffisante de cette raréfaction des espèces grâce aux recherches de M. Eisentraut. Avant ses prospections en 1962/63 et 1966, nous ne connaissions avec certitude que la présence de *Crocidura poensis* et de *Sylvisorex johnstoni.* L'étude que nous avons pu faire du matériel rapporté par Eisentraut implique la présence de cinq espèces supplémentaires, qui doivent s'ajouter aux deux précédentes, ce qui porte à 7 unités au moins (1) la faunule des Soricidae. Cette faunule confirme l'affinité des peuplements de Fernando Po et du Cameroun. Nous retrouvons ainsi sur le Pic Santa Isabel une population de *Sylvisorex morio,* espèce qui montrait jusqu'ici une localisation punctiforme sur le Mt. Cameroun à partir de l'altitude de 1000 m (Buea). Dans le même biotope vit un *Myosorex,* différent des formes d'Afrique orientale, mais représenté sur certains sommets boisés de la chaîne des Bamenda (lacs Manenguba et Oku, Mt. Rumpi). Ces formes insulaires diffèrent légèrement de celles du Cameroun, mais n'en constituent que des races géographiques. Par ailleurs *Sylvisorex johnstoni, Crocidura dolichura* et le tandem *C. poensis – C. nigeriae,* toutes formes de basses altitudes, se retrouvent à peu près identiques à Fernando Po et à la base du Mt. Cameroun. Seule une Crocidure paraît différer de celles du Continent, mais nous ne saurions tirer de conclusion définitive d'un unique spécimen décoloré et macéré dans l'alcool (capturé par Basilio et donné à Eisentraut). A cette seule exception près, les Soricidae de Fernando Po ne semblent donc pas avoir atteint le stade de la spéciation, ce qui confirmerait l'isolement relativement récent de l'île. A côté de ces faits, il faut signaler l'absence à Fernando Po de plusieurs Soricidés présents sur les flancs ou au sommet du Mt. Cameroun. Effectivement *Crocidura eisentrauti* (localisée près du sommet entre 2000 et 3000 m), *C. odorata, C. flavescens, C. (buettikoferi) attila, C. jouvenetae, C. (jacksoni) denti, Sylvisorex ollula, Paracrocidura schoutedeni,* dont nous avons fait connaître la présence sur les flancs du Mt. Cameroun, semblent bien être absentes à Fernando Po. Ces absences sont difficiles à expliquer, et relèvent sans doute de différentes causes, comme il a été dit plus haut. L'absence la plus surprenante est évidemment celle de *C. flavescens,* espèce largement répandue sur les côtes camerounaises ou gabonaises et omniprésente sur le continent africain au Sud du Sahara.

---

(1) Dans un premier voyage (1962/63), consacré uniquement à Fernando Po, Eisentraut avait capturé 70 spécimens de Soricidés parmi lesquels pouvaient se trouver des espèces autres que celles mentionnées ici, mais cette collection a été malheureusement perdue en cours de transport.

Les îles d'origine «océanique», Principe, São Tomé, Annobon — dans l'ordre d'éloignement du Continent — sont considérées classiquement comme d'origine purement océanique et volcanique. Les géologues n'envisagent pas de liaisons continentales, à moins d'invoquer la théorie de la dérive ou des plaques et de remonter au Crétacé, époque où l'Afrique et l'Amérique du Sud se seraient écartées l'une de l'autre. Les distances qui séparent ces îles du Continent sont imposantes, de l'ordre de 220 et 250 km pour Principe et São Tomé, bien davantage pour Annobon. Les profondeurs des chenaux marins séparant les îles les unes des autres et du Continent dépassent 2000 m et sont plus importantes encore que les distances. Il ne peut pas être question d'oscillations du niveau marin permettant des connexions entre les différentes terres, comme ce fut le cas pour Fernando Po pendant la dernière période géologique. Le problème de l'existence dans ces îles de Vertébrés aptères que l'Homme ou ses navires n'ont pas introduits se pose dans le Golfe de Guinée, comme il s'est posé aux Canaries, aux Iles du Cap Vert, etc. Le peuplement «spontané» que nous envisageons ici est impressionant: on compte en effet dans cette catégorie 25 espèces de Vertébrés à sang froid et deux Mammiféres insectivores. Du fait de la présence simultanée de certaines espèces dans plusieurs des îles, nous nous trouvons réellement en présence de 39 cas d'espèces dont chacune — dans l'hypothèse où Principe, São Tomé et Annobon n'ont jamais fait partie du Continent noir — doit avoir effectué sa propre migration. Ces peuplements insulaires comportent quatre Ranidés et un Caecilidé pour les Amphibiens, quatre Geckonidés, trois Scincidés, quatre Typhlopidés et cinq Colubridés pour les Reptiles, enfin deux Soricidés du genre *Crocidura.* L'évolution morphologique de ces populations par rapport à leurs plus proches parents du Continent noir, paraît être nulle pour quelques unes, mais assez ou même très importante pour le plus grand nombre: on a pu dire que l'endémisme (une spéciation dans ce cas) était élevé; c'est notamment le cas pour l'un des Soricidés au moins. Il n'y a là toutefois qu'une indication trop vague pour apporter des précisions sur l'ancienneté réelle ou supposèe de ces peuplements insulaires.

Pour expliquer la présence actuelle de ces Vertébrés, les Biogéographes en sont réduits à invoquer des transports passifs sur des troncs d'arbres flottants ou mieux sur des radeaux, de sols forestiers arrachés aux rives des grands fleuves et charriés jusqu'aux estuaires, puis en pleine mer. De tels transports sont incontestables sur le cours des fleuves tropicaux: l'Homme lui-même évacue souvent par ce moyen les troncs d'arbres des forêts qu'il exploite. Il est d'autre part certain que ces objets flottés peuvent transporter non seulement une foule d'Invertébrés (à l'état d'oeufs, de larves ou d'adultes), mais aussi de petits Vertébrés, voire des enfants. Un tel mode de transport se conçoit sur de courtes distances et tant que les naufragés se trouvent à portée d'une terre pouvant être rejointe à la nage, mais que penser d'un tel procédé de dispersion dès que l'on aborde le domain marin? Immédiatement des difficultés, voire des impossibilités, vont surgir. En premier lieu, quel est le sort réservé aux radeaux? Initialement formés de végétaux (branchages et arbres entiers) et de portions de sol arrachées aux rives, il semble inconcevable que de tels assemblages puissent maintenir leur cohésion au cours d'un trajet marin de quelque importance. La houle et les vagues (sans même qu'il soit besoin d'invoquer tempêtes ou tornades), par leur effet de sape, doivent désagréger rapidement ces édifices flottants et hétérogènes dont seuls les éléments végétaux sont aptes à se maintenir en surface. Le cas des radeaux dérivant sur les eaux marines se ramènerait donc à celui de simples bois flottés. La navigation marine sur des bois flottés — et nous entendons par là des troncs d'arbres et non pas de légères épaves — pose à son tour une série de conditions difficilement réalisables pour certains Vertébrés tout au moins. Ils doivent tout d'abord se fixer et se maintenir sur l'esquif: quelques Reptiles (Geckonidés, Colubridés) peuvent s'accrocher solidement aux branches ou s'y enrouler, mais que dire des autres Squamata, des Amphibiens, ou des petits Mammifères? Un autre problème est celui de la survie au contact de l'eau de mer et du refroidissement qui peut en résulter, problème grave pour les Mammifères. En troisième lieu se pose la question du jeûne alimentaire: Reptiles et Amphibiens supportent l'inanition fort longtemps, mais tel n'est pas le cas des Mammifères Soricidés qui ne peuvent la supporter plus de quelques heures.

Compte tenu de ces restrictions, on pourrait donc admettre le transport par bois flottés pour certains Reptiles ou Amphibiens, mais est-il raisonnable d'accepter un tel mode de propagation pour des animaux tels que les Caecilidés ou les Soricidés. Or, en ce qui concerne Principe et São Tomé, nous nous trouvons devant cette énigme que constitue la présence d'un Caecilidé et de quatre Typhlopidés, tous vermiformes et endogés; en ce qui concerne les deux Soricidés, il s'agit d'espèces strictement carnassières qui, répétons-le, ne supportent pas le jeûne (2). Dès lors apparaît un autre problème essentiel, celui de la durée du transport maritime. Principe se trouve, en ligne droite, à 210 km de Fernando Po et à 220 km du continent; São Tomé est distante de 150 km de Principe et de 255 km de Cap Lopez. Pour Annobon, les distances sont plus considérables encore. A combien pourrait-on estimer la durée de transport du continent aux îles et aussi d'une île à une autre? Existe-t-il des courants dont les trajectoires seraient exactement axées sur les cibles minuscules que représentent les îles? Ou bien s'agirait-il de transports livrés a seul jeu du hasard? Autant de questions qui compliquent le problème du transfert par objets flottés. Il est encore d'autres considérations qu'il convient de ne pas oublier: un transport par bois flotté, pour peupler une nouvelle terre, exige au minimum la présence d'une femelle fécondée, ou d'un couple, ou encore d'oeufs. Cette condition nécessaire n'est cependant pas toujours suffisante, loin de là. Chacun sait par expérience qu'en matière d'acclimatement dans un biotope nouveau, il est exceptionnel que l'arrivée d'un seul géniteur ou d'un couple réussisse d'emblée à engendrer une population stable. Dans tout processus d'acclimatement il faut compter avec la sélection des individus les mieux adaptés physiologiquement aux nouvelles conditions de vie; et l'on constate à ce niveau un déchet considérable. Il serait donc sage d'admettre que toute population insulaire parvenue par flottaison représente le résultat final d'apports renouvelés au cours des âges. Or les trois îles envisagées ici, Principe, São Tomé, Annobon, ne renferment pas moins de 37 populations d'Amphibiens et de Reptiles, auxquelles s'ajoutent celles des deux Soricidés. Compte tenu des aléas de l'acclimatement et de l'évolution ultérieure des populations, ce n'est pas seulement une quarantaine de transports réussis, mais un nombre bien supérieur qu'il faudrait envisager. Un nombre aussi élevé d'obstacles victorieusement franchis laisse quelque peu rêveur.

---

(2) Il existe en Asie un Soricidé (*Suncus murinus*) à peu près omnivore, colonisant les habitations et les bateaux au même titre que les Rats, et largement répandu de ce fait hors de son Asie natale, depuis la côte orientale d'Afrique jusqu'en Nouvelle Guinée. Tel n'est pas le cas pour nos deux Soricidés insulaires.

Ces réflexions, tant soit peu désabusées, s'adressent à la sagacité des biogéographes et des probabilistes, ainsi qu'à celle des géologues. Ceux-ci seraient vraiment bien inspirés des se pencher de plus près sur la configuration des rivages ou sur l'éloignement progressif des îles (en cas de dérive) au cours des temps tertiaires.

Les Soricidae de São Tomé et de Principe

São Tomé se trouve à 255 km du Cap Lopez (Gabon), point le plus rapproché du continent; elle est séparée de Principe par une distance de 150 km. Sa superficie est voisine de 1 000 km^2 (860 officiellement), ce qui représente environ la moitié de Fernando Po, avec une longueur de 80 km et une largeur de 25 km. Très accidentée, elle culmine à 2 024 mètres par un pic d'accès difficile et couvert d'une végétation forestière primaire, qui n'a été modifiée, semble-t-il, que par des incendies partiels dus à la foudre. Les parties basses de l'île ont été aménagées en cultures (cacao, café) qui ne dépassent guère 800 m d'altitude.

La faune des mammifères comporte des espèces importées volontairement ou accidentellement par l'Homme: *Mus musculus, Rattus norvegicus, Rattus rattus,* ce dernier ayant pris un développement prodigieux (comme à Madagascar) au point qu'il est devenu un fléau pour les cultures et sans doute aussi pour la faune locale. A cet ennemi n° 1, l'homme a voulu opposer des prédateurs naturels en important la belette iberique (*Mustela nivalis iberica*) ainsi qu'une civette, qui paraissent bien acclimatées. Rappelons pour mémoire la présence de chiens et de chats. L'existence d'un Primate cercopithècidé (*Cercopithecus mona campbelli*) relève sans doute aussi d'une importation volontaire, peut-être aussi d'animaux échappés de captivité. Le véritable et seul intérêt du peuplement mammalien de São Tomé réside dans la présence d'un Soricidé. Celui-ci est passé à peu près totalement inaperçu des biologistes, bien qu'il ait été décrit par Bocage il y a presque un siècle. Son histoire muséologique en effet a été tragique et s'est terminée par la destruction des seuls spécimens connus. Au surplus un autre Soricidé, provenant celui-ci de Principe, a été assimilé par Bocage lui-même aux spécimes de São Tomé. Cette erreur ne pouvait que rendre inintelligibles toutes les considérations touchant à l'évolution et à la biogéographie des Soricidés de ces deux îles, au point qu'il faut considérer comme heureux le fait qu'ils aient été pratiquement ignorés.

Grâce aux concours de notre excellent collègue le Professeur Camalea et de la Direction du Musée Bocage à Lisbonne, grâce à l'aide de R. de Naurois, tant à Principe qu'à São Tomé, nous pouvons aujourd'hui «redécouvrir» enfin l'identité réelle de ces Soricidés et préciser l'intérêt biogéographique de leur présence dans les deux îles, mais c'est leur histoire muséologique qu'il faut d'abord rappeler (3). Nous verrons ensuite les péripéties qui ont abouti à la redécouverte du Soricidé de São Tomé, lequel a pu être considéré, à un moment donné, comme éteint.

En 1887, J.V. Barboza du Bocage décrivit sous le nom de *Sorex (Crocidura) Thomensis,* un Soricidé capturé par le collecteur bien connu Francisco Newton, dans la Roça Minho, à 800 m d'altitude. Le collecteur ajoutait: « ... l'espèce doit être fort rare car elle avait échappé aux recherches de ses devanciers et ce seul individu a été obtenu par hasard». Ce type fut déposé au Musée Bocage. Ultérieurement, en rédigeant sa «Contribution à la faune des quatre îles du Golfe de Guinée», Bocage indique pour *Sorex (Crocidura) Thomensis* les captures suivantes:

Ile du Prince
    Un individu. Hab. Oque Nazareth, 1894 (Newton)
Ile de S. Thomé
    a) femelle adulte type de l'espèce. Hab. Roça Minho, 1886 (Newton)
    b) sans indication de localité, 1887 (Newton)
    c) spécimen adulte, Hab. Santa Maria, à 1 200 m d'altitude, 1896 (Almada Negreiros)

Il y avait donc jusqu'en 1905 au Musée Bocage de Lisbonne, 3 Soricidés de S. Tomé et un autre de Principe, confondus sous un même vocable par Bocage lui-même. Lorsque nous fîmes part au Professeur Almaça de notre désir d'examiner les Types de Bocage, il nous fit remarquer que la plupart d'entre eux avaient disparu en 1910 au cours d'un incendie dû à l'explosion d'une grenade à l'intérieur du Musée lors des troubles révolutionnaires qui secouèrent Lisbonne. Néanmoins nos Collègues prirent la peine de nous faire tenir ce qui restait des Types de Soricidés africains décrits par Bocage. Effectivement nous pûmes examiner deux spécimens. Il s'agit d'animaux montés sur un petit socle, le crâne (partie antérieure et les dents) restant inclus dans la peau. Exposés à la lumière depuis longtemps, ces animaux sont complètement décolorés. Pratiquement, les seuls caractères valables résident dans les longueurs des pieds et de la queue, ainsi que dans la grosseur des dents antérieures. L'un de ces spécimens représente le Type de *Crocidura flavescens anchietae* décrite de Caconda (Angola). L'autre porte sur son étiquette «*Sorex thomensis* Holotype», mais sous le socle et en écriture manuelle on peut lire: «♀ ad. Nazareth, 1894, I. do Principe, Sr. Newton». Il s'agit donc du spécimen indiqué par Bocage et assimilé par lui à *C. thomensis.* En fait les longueurs des pieds et de la queue montrent bien qu'il s'agit de l'espèce actuellement représentée à Principe, mais complètement différente de celle de São Tomé, comme nous le verrons plus loin.

---

(3) Cette histoire nous éclaire sur le sort réservé aux Types africains de Bocage dont il ne reste en fait que *C. flavescens.*

Ainsi toute trace morphologique de *C. thomensis* se trouvait effacée au Musée Bocage et aucun des grands Musées étrangers ne semblait détenir un Soricidé de S. Tomé. Nous nous trouvions donc en présence de la seule description de Bocage. Celle-ci est copieuse et même soigneuse à certains égards, mais elle ne tient compte que des caractères externes. On sait la précarité de tels renseignements dans un groupe aussi difficile que celui des Soricidés. De la diagnose de Bocage, les seuls caractères à retenir se résumaient ainsi: couleur uniforme très foncée du pelage, longueur extrême du pied (21 mm), longueur de la queue (90 mm) par rapport à celle du corps (100 mm), extrémité blanche de la queue. En essayant d'interpréter ces données on aurait pû penser à une petite race de *Crocidura odorata* (= *goliath, giffardi*); la suite montrera l'inanité d'une telle détermination.

Il fallait donc retrouver à São Tomé des spécimens de cet animal évanescent. Précisément R. de Naurois séjournait dans les îles du Golfe de Guinée, poursuivant ses recherches ornithologiques. Nous parvinmes à l'intéresser à la question et il mit tout en œuvre pour promouvoir des recherches sur le terrain. Nous pensions qu'il serait relativement facile de recueillir des réjections de Chouette effraie susceptibles de nous fournir le spectre des Micromammifères de l'île. L'Effraie (*Tyto alba detorta*) est assez bien représentée à São Tomé et il fut relativement facile de recueillir des pelotes et des «fonds» de nid, mais hélas la densité de l'Oiseau semble fonction de l'abondance du Rat noir, qui paraît constituer la proie à peu près exclusive de l'Effraie insulaire. Il nous fut impossible de découvrir dans ces réjections autre chose que des restes osseux de tous âges référables à *R. rattus,* à l'exception d'un unique oiseau et d'une souris. Devant l'inefficacité du prédateur naturel, force était donc de recourir à l'aide directe des autochtones. Les recherches restèrent vaines dans les parties basses de l'île (côte orientale, alt. 200–300 m) où d'ailleurs, toute musaraigne semblait inconnue de la population. La prospection des parties hautes s'avéra donc nécessaire, en dépit de difficultés considérables (abrupt des pentes, forêt, humidité). René de Naurois réussit à intéresser à la question M. Hernani Rodriguez de Paco, Administrateur d'un domaine à l'altitude de 700–800 mètres. C'est là, effectivement, qu'une série d'adultes et de jeunes (certains même au nid) put être recueillie (4). *Crocidura thomensis* cessait d'être un mythe et n'était pas éteint comme nous avions pû le craindre un instant. Mais il s'agit — a l'heure actuelle du moins — d'un hôte des plantations d'altitude moyenne, qui semble ne pas s'accommoder de la mise en culture des basses terres, peut être parcequ'il a été refoulé par le pullulement du Rat noir (nous verrons toutefois

---

(4) Une première série de spécimens fut capturée à proximité immédiate des bâtiments de la Roça (alt. 800 m), ce qui montre que la musaraigne en question ne redoute pas le voisinage humain en tant que tel; une seconde série fut prise au nid, dans un tas de feuilles mortes, branchages et débris végétaux, au bord d'une piste (alt. 700 m). (Note de R. de Naurois)

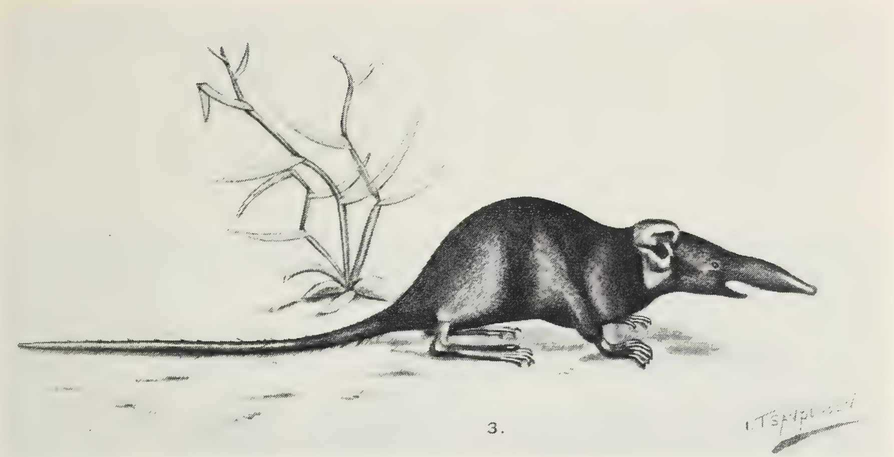


Fig. 2. Dessin du Type de *Crocidura occidentalis picea* (d'après Sanderson 1940, pl. VIII).

que tel n'est pas le cas pour le Soricidé de Principe). Au demeurant le type décrit par Bocage avait été pris à l'altitude 800 et un autre à 1 200 m, ce qui confirmerait la localisation de l'espèce en zone relativement fraîche.

La musaraigne de São Tomé, si elle ne peut être distraite du genre *Crocidura,* représente toutefois une espèce assez particulière dotée de caractères extrêmes quelque peu aberrants. Nous ne lui connaissons pas de proches parents sur le continent noir, bien que les Soricidés du Gabon, du Cameroun et de Fernando Po nous soient familiers. L'aspect extérieur de l'animal en chair ressemble beaucoup à un dessin colorié de Sanderson (1940) qui représente l'espèce décrite par cet auteur sous le nom de «*Crocidura occidentalis picea* », en provenance de Tinta, Assumbo près de Mamfe (Cameroun). C'est la raison pour laquelle nous reproduisons le dessin ci-contre. Il s'agit toutefois d'une tout autre espèce, de petite taille, avec une denture différente: tout rapprochement cranio-dentaire semble impossible avec *thomensis.* Le dessin de Sanderson (Fig. 2) fait sans doute sur l'animal en chair, doit être admis comme exact; mais toute vérification est impossible: la peau de *picea* (peau plate) a perdu tous ses appendices (pattes et queue) comme nous l'avons constaté au Br. Museum.

Crocidura thomensis représente une espèce dont la taille rentre dans la catégorie «moyenne forte» comme *C. wimmeri, C. lanosa* et les plus grands spécimens du groupe *poensis,* sans atteindre à la masse corporelle des petites races de *C. flavescens.* Si les dimensions du pied et de la queue pouvaient faire penser à cette dernière ou à une petite race d'*odorata,* c'est que les extrémités des membres ainsi que l'appareil caudal ont subi une élongation dysharmonique par rapport au corps. Toutefois le crâne et le rhinarium, eux aussi, manifestent une élongation un peu en dehors des normes. En fonction de l'élongation de pied, *C. thomensis* doit être une espèce volontiers sauteuse, comme c'est le cas pour *C. grassei* par exemple. De la description de Bocage on doit retenir la teinte générale foncée et mate (brun noir de suie), à peine moins sombre sur la face ventrale; l'extrémité dépigmentée de la queue, bien notée dans la description originelle, aurait pû pas-

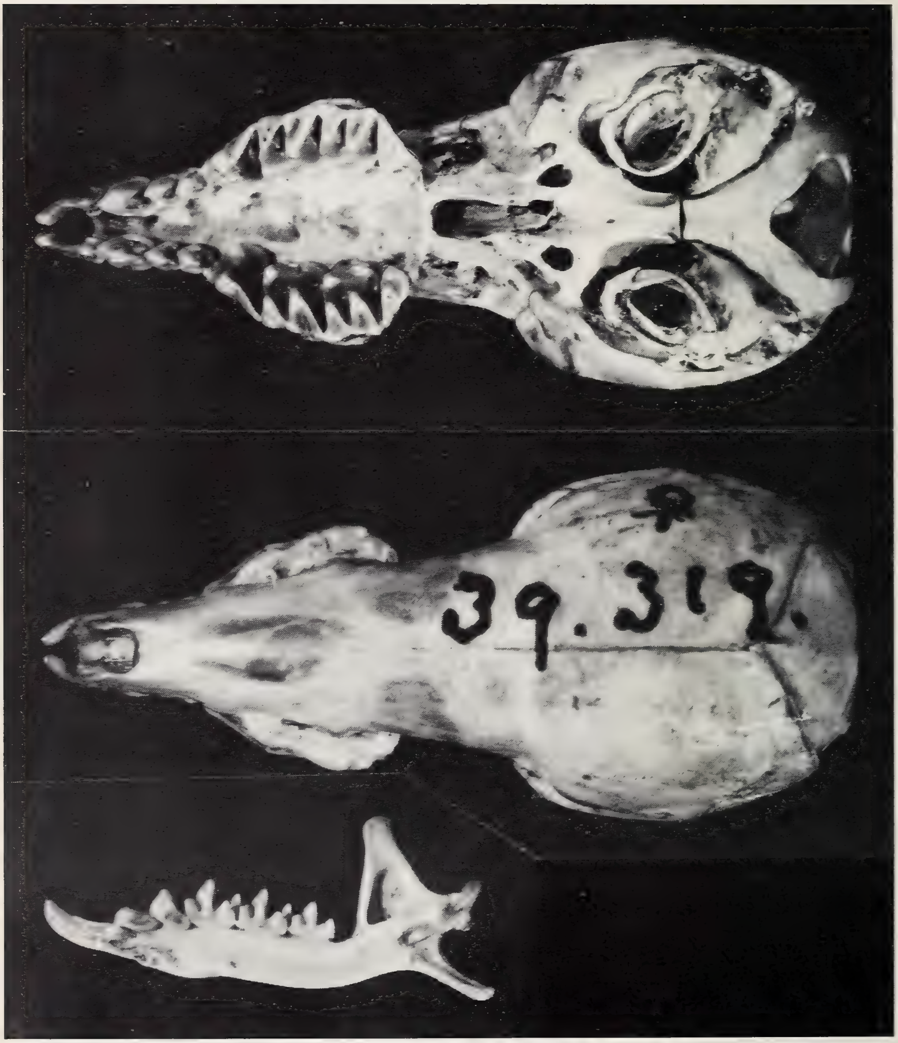


Fig. 3. Crâne et mandibule de *Crocidura occidentalis picea* Sanderson 1940 (Type, B. M. 39.319). Longueur condylo–incisive: 20.1 mm. Photo: British Museum (Natural History).

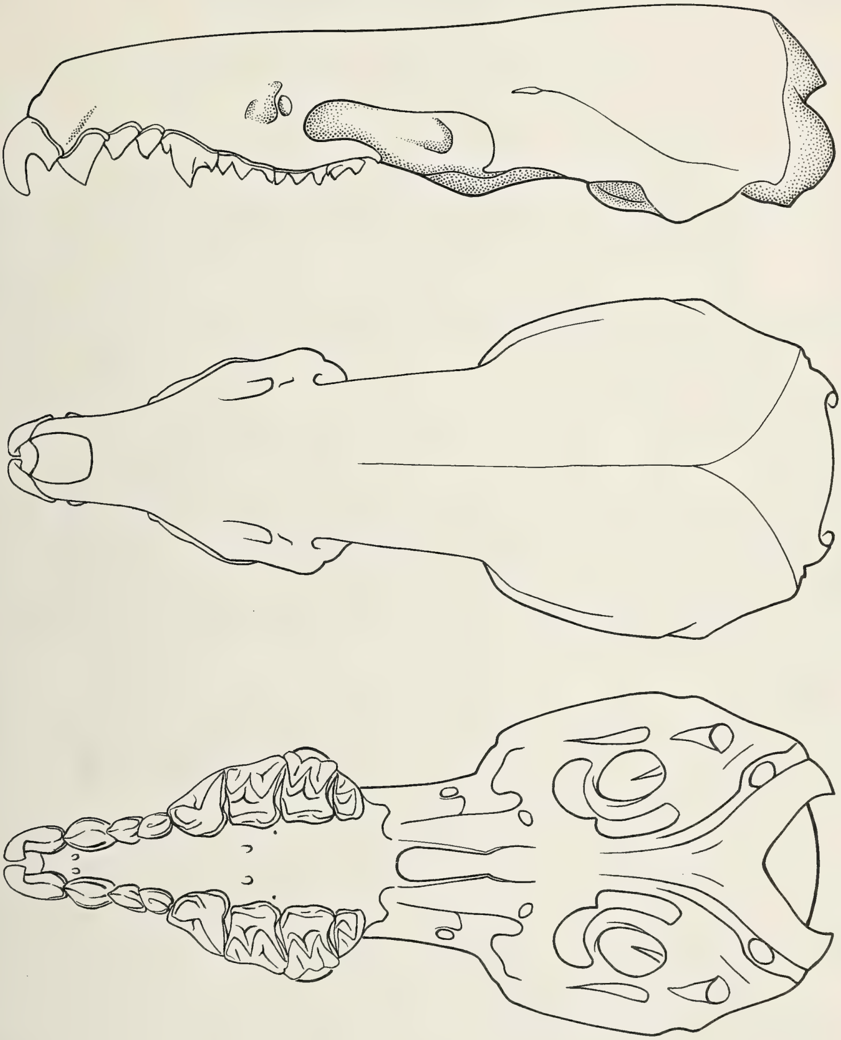


Fig. 4. *Crocidura thomensis* (Bocage 1887), crâne du Néotype (MNHN, C.G. 1981-460), Longueur condylo–incisive: 25.3 mm.

ser pour un caractère individuel aberrant. En fait ce caractère de panachure semble génétiquement fixé, car il existe sur 7 de nos sujets (un seul montre une extrémité noire); il apparaît déjà sur le tégument des *pulli* dépourvus de poils. Le pied est exceptionnellement long pour la masse corporelle: il rentrerait de ce fait dans les dimensions accordées aux plus grandes espèces, c'est-à-dire *flavescens* et *odorata*; il reste toutefois plus grêle, ou plus exactement moins large. Il en est de même de la main.

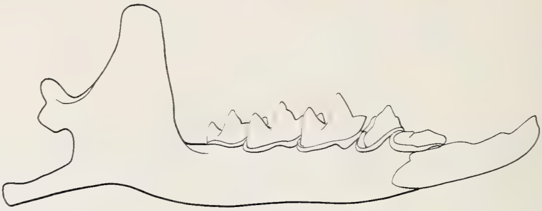


Fig. 5. *Crocidura thomensis* (Bocage 1887), mandibule, vue externe.

Compléments (R. H.)

L'étude de Henri Heim de Balsac fut entreprise en 1975 et resta inachevée, mais elle contient tant de données nouvelles et intéressantes qu'il a paru souhaitable de la publier. Les notes qui suivent ont pour objet de compléter ce travail sur divers points; elles livrent en outre mes conceptions personnelles, particulièrement en ce qui concerne la position de *Crocidura thomensis* dans le genre *Crocidura.*

À la base de cette étude se trouve le matériel rassemblé de 1970 à 1972 par René de Naurois à l'île de São Tomé, par R. de Naurois et Daniel Nunez à l'île de Principe. Il a été retrouvé en 1980 dans les collections laissées par Heim de Balsac et comprend: 4 exemplaires adultes et 2 jeunes au nid de *C. thomensis* de São Tomé, ainsi que 12 adultes et 4 jeunes au nid de *C. poensis* de Principe, tous spécimens qui sont aujourd'hui déposés au Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. Ainsi a été apportée pour la première fois la preuve irrécusable de la présence de *Crocidura poensis* à Principe, la mention par Barboza du Bocage (1903) de *Sorex (Crocidura) thomensis* pour l'île de Principe reposant selon toute vraisemblance sur une confusion au cours des manipulations de peaux. La taxinomie du genre *Crocidura* étant passablement compliquée, et en raison de la disparition des preuves à conviction originales lors de l'incendie récent du Musée Bocage de Lisbonne (Ramalhinho, in litt., 1980), je tiens pour indispensable de désigner un Néotype pour *C. thomensis.*

***Crocidura thomensis* (Bocage 1887)**

Sorex (Crocidura) Thomensis Bocage 1887 : 212.

Néotype: MNHN, C. G. 1981-460, ♂ adulte en alcool, avec crâne nettoyé après extraction. São Tomé, environs de la Roça Monte Café (Roça = ferme et habitation pour une colonie de travailleurs agricoles), altitude 800 m. Collecteur: R. de Naurois 1971.

En outre: 1 ♂ en alcool, avec crâne après extraction; 1 ♀ peau, crâne et squelette; 1 crâne; 2 jeunes (pris au nid) en alcool; altitude 700–800 m (MNHN, C. G. 1981-461 à 1981-465).

— Description. C'est une musaraigne brun sombre, à grandes oreilles, longs pieds et longue queue. Mensurations du Néotype: Longueur du corps: 84 mm. Long. de la queue: 88 mm. Pied sans griffe: 18.7 mm; avec griffe: 20.1 mm. Oreille: 8 mm. Les poils sont de couleur uniformément brun foncé sur le dos et sur le ventre. Les extrémités et la queue sont munies de crins bruns et courts. La queue est couverte de longs cils sur les deux premiers tiers de sa longueur; au dessous de la queue, à sa racine, se trouve une glande volumineuse. L'extrême pointe de la queue est de couleur blanche (voir photographie du jeune au nid, Fig. 7). Les vibrisses du museau sont nombreuses et longues, mesurant jusqu'à 20 mm. Le crâne (Fig. 4 et 6) est étroit et long; son profil, vu de côté est à peu près rectiligne. Les dents sont plus fines et effilées que chez *C. poensis.* Il est remarquable que la première incisive, à la mâchoire inférieure, présente deux denticulations, et que la prémolaire inférieure (PM4) montre du côté labial une petite protubérance surnuméraire. Ces deux caractères manquent chez *C. poensis.* — Les mensurations du Néotype et des trois autres exemplaires sont présentées dans le Tableau I.

Tableau I. Mensurations de *Crocidura thomensis.*

	C. G. 1981-460 Néotype, ♂ ad.	1981-461 ♂ j.	1981-462 ♀ j.	1981-463 j.
Longueur de corps	84	62	—	—
Longueur de la queue	88	78	—	—
Longueur du pied	18.7	17.1	—	—
Longueur de l'oreille	8	7	—	—
Longueur condylo–incisive	25.3	24.6	23.8	23.1
Largeur bimaxillaire	7.2	6.9	6.3	6.6
Largeur interorbitaire	5.1	5.1	4.7	4.9
Rangée molaire supérieure	11.0	11.2	10.6	9.8
Rangée molaire inférieure	10.0	10.1	9.7	8.9

— Affinités. La position systématique de *C. thomensis* n'est pas facile à définir. Heim de Balsac attirait déjà l'attention sur la convergence de divers caractères particulièrement frappants, — grandes oreilles, museau allongé, longs pieds — propres à la fois à *C. thomensis* et à *C. picea* Sanderson 1940.

C. picea n'est connu que par le type, en provenance du Cameroun (Tinta/Mamfe). Le crâne (Fig. 3) indique qu'il s'àgit d'un juvénile (basi-occipital et basi-sphénoide encore séparés). Le crâne est sensiblement plus petit (longueur c.–incisive: 20.1 mm) que celui de *C. thomensis:* il n'est pas aussi allongé; la mâchoire inférieure ne laisse voir aucun des caractères dentaires propres à *C. thomensis. C. picea* est très probablement une espèce distincte et appartient, comme *C. thomensis,* au groupe de *C. poensis.* Extérieurement les espèces de ce groupe sont de couleur foncée plus ou moins uniforme et, de ce fait, elles ne peuvent souvent être distinguées les unes des autres que par le crâne. Je fais rentrer dans ce groupe *C. attila* Dollmann 1915, *C. buettikoferi* Jentink 1888, *C. nigeriae* Dollmann 1915, *C. nimbae* Heim de Balsac 1956, *C. picea* Sanderson 1940, *C. poensis* Fraser 1842, *C. thomensis* (Bocage 1887) et *C. wimmeri* Heim de Balsac & Aellen 1958. *C. nimbae* a un crâne encore plus allongé et des dents très fines; par ailleurs la prémolaire inférieure (PM4) est chez elle bicuspide comme chez *C. thomensis! C. nimbae* n'est connue à ce jour que des environs du Mt. Nimba (Guinée, Côte d'Ivoire, Liberia) et constitue probablement une forme d'altitude. Une comparaison s'impose entre *C. nimbae* et *C. thomensis:* toutes deux sont géo-

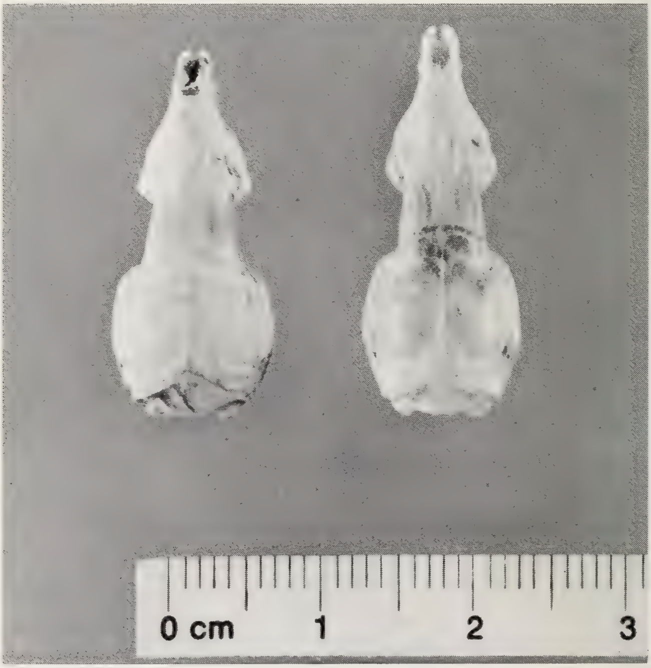


Fig. 6. Vue dorsale d'un crâne de *Crocidura poensis* (Fraser 1842) de Principe, et d'un crâne de *Crocidura thomensis* (Bocage 1887) de S. Tomé.

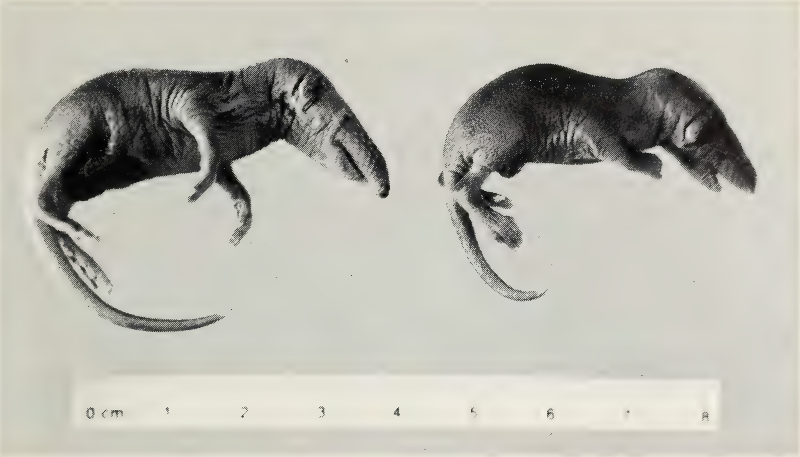


Fig. 7. Jeunes (pris au nid) de *C. thomensis* (à gauche) et de *C. poensis* (à droite).

graphiquement isolées; toutes deux habitent la montagne; toutes deux se signalent par des crânes aberrants, fortement allongés. Une autre forme, comparable aux précédentes, est *C. stenocephala* Heim de Balsac 1979, des marais de haute montagne du Mt. Kahuzi au Lac Kivu (Zaïre) (Dieterlen & Heim de Balsac 1979).

C. thomensis peut donc être considérée comme une forme appartenant au groupe de *C. poensis* et comme ayant subi, selon toute vraisemblance, une longue isolation. Comme territoire d'origine il faut lui reconnaître le continent d'Afrique occidentale au niveau du Nigeria, du Cameroun et du Gabon.

Crocidura poensis Fraser 1842

Matériel, en provenance de Principe: 11 exemplaires en alcool, avec crânes après extraction; 1 crâne; 4 jeunes (pris au nid) en alcool (MNHN, C. G. 1841-466 à 1981-481).

Ces musaraignes de Principe sont tout à fait identiques, pour les dimensions et la structure du crâne aux *C. poensis* du Continent africain occidental (Nigeria, Cameroun). La longueur condylo-incisive atteint 22.7–25.4 mm (n = 7); la longueur de la dentition supérieure est de 10.4–11.2 mm (n = 10). Sous le rapport des dimensions *C. poensis* de Principe se distingue sans ambiguité aucune de *C. thomensis* de S. Tomé. En valeur absolue la longueur de la queue est 47–60 mm (n = 9) chez *C. poensis* [78 et 88 (n = 2) chez *C. thomensis*]. Le pied mesure 14.2–16.3 mm (n = 9) chez *C. poensis* [17.1 et 18.7 mm (n = 2) chez *C. thomensis*]. Même les jeunes (pris au nid) de chaque espèce sont faciles à distinguer (Fig. 7).

Discussion

Le Tableau II présente les faunes de Soricidae du Mt. Cameroun et des îles de Fernando Po, de Principe et de São Tomé (aucune musaraigne n'est connue de l'île d'Annobon). Cette vue synoptique est fondée principalement sur les travaux de Heim de Balsac (1957, 1959, 1968). La diminution du nombre d'espèces avec l'éloignement y apparaît clairement. Cette loi de décroissance était certes attendue, mais elle ne supprime pas pour autant toute énigme: pourquoi existe-t-il à Principe une forme continentale à vaste répartition? Et pourquoi trouve-t-on, vivant à S. Tomé, une *Crocidura* endémique, si fortement différenciée? Comment ces petits Mammifères ont-ils du parvenir sur les îles, s'y indigéner et, pour le second, y évoluer? Vraisemblablement les deux îles ont été colonisées à des époques différentes.

(Traduit par R. de Naurois)

Tableau II. Répartition des Soricidae au Mt. Cameroun et dans les Iles du Golfe de Guinée.

	Mt. Cameroun	Fernando Po	Principe	S. Tomé	Annobon
Myosorex eisentrauti		+			
Myosorex preussi	+				
Sylvisorex johnstoni	+	+			
Sylvisorex morio	+	+			
Sylvisorex ollula	+				
Paracrocidura schoutedeni	+				
Crocidura attila	+				
Crocidura crossei	+				
Crocidura denti	+				
Crocidura dolichura	+	+			
Crocidura eisentrauti	+				
Crocidura flavescens	+				
Crocidura nigeriae	+	+			
Crocidura odorata	+				
Crocidura poensis	+	+	+		
Crocidura thomensis				+	
Crocidura vulcani	+				
Soricidae	15	6	1	1	0

Zusammenfassung

Die Spitzmäuse (Mamm., Soricidae) der Inseln im Golf von Guinea

Drei der vier Inseln im Golf von Guinea werden von Spitzmäusen bewohnt. Auf Fernando Po leben 6 Arten, auf Principe und São Tomé je eine Art. Probleme der Besiedlung dieser Inseln durch Säugetiere werden diskutiert. — Im Jahre 1887 beschrieb Bocage *C. thomensis* als neue Art von São Tomé und meldete 1903 (irrtümlich) auch ihr Vorkommen auf der Nachbarinsel Principe. Die Art wurde bisher als Subspecies von *C. poensis* betrachtet. Die Originalexemplare von Bocage verbrannten in Lissabon, weiteres Material ist nicht bekannt. Zwischen 1970 und 1972 sammelte R. de Naurois 22 Exemplare von *Crocidura* auf beiden Inseln, die nun eine Klärung der verwickelten Problematik erlauben. — Auf Principe lebt *C. poensis,* eine auf dem westafrikanischen Festland weit verbreitete Art. Die Spitzmaus von São Tomé ist eine endemische, aberrante Form mit langen Extremitäten, großen Ohren und langgestrecktem Schädel. Die Art weist Beziehungen zu *C. picea, C. nimbae* und anderen Formen der *C. poensis* Artengruppe auf. Für *C. thomensis* wird ein Neotypus designiert.

Summary

The shrews (Mamm., Soricidae) of the islands in the Gulf of Guinea

Of the four islands in the gulf of Guinea, three (Fernando Po, São Tomé and Principe) are inhabited by shrews. On Fernando Po there live 6 different species, in each of the other islands only one. The problems connected with the colonization of those islands are discussed. — In 1887 Bocage described a new species, *Crocidura thomensis,* from São Tomé and later noted its occurrence though by mistake also on Principe. This shrew was recently treated as a subspecies of *C. poensis.* Since then no additional specimens have been collected on S. Tomé and Principe, and the original specimens of Bocage were destroyed in Lisbon. From 1970 to 1972 R. de Naurois obtained series of shrews from both islands which allow more definite conclusions. This new material (22 specimens) is deposited in the Paris Museum. — The shrew of Principe is *Crocidura poensis,* a species widely distributed in the mainland of West Africa. The shrew of S. Tomé is an endemic species, *Crocidura thomensis,* characterized by a long skull, long hindfeet and large ears. The species shows some relations to *C. picea, C. nimbae* and other members of the *C. poensis* species group. A neotype for *C. thomensis* is designated.

Bibliographie

Bocage, J. V. B. du (1887): Sur un mammifère nouveau de l'Ile S^t Thomé. — J. Sci. math. phys. nat., Lisboa 11: 212–213.

— (1903): Contribution à la Faune des quatre îles du Golfe de Guinée. — J. Sci. math. phys. nat., Lisboa (2) 7: 25–59.

— (1905): Contribution à la Faune des quatre îles du Golfe de Guinée (Suite). — J. Sci. math. phys. nat., Lisboa (2) 7: 65–96.

Dieterlen, F., & H. Heim de Balsac (1979): Zur Ökologie und Taxonomie der Spitzmäuse (Soricidae) des Kivu-Gebietes. — Säugetierkundl. Mitt. 27: 241–287.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 3: 1–428.

Fraser, L. (1842): Exhibition of a specimen of the *Galago Senegalensis,* procured at Cape Coast, Western Africa, and a new species of shrew from Fernando Po. — Proc. zool. Soc., Lond. 10: 200–201.

Heim de Balsac, H. (1957): Insectivores Soricidae du Mont Cameroun. — Zool. Jb. Syst. 85 (6): 607–618.

— (1959): Nouvelle contribution à l'étude des Insectivores Soricidae du Mont Cameroun (Ergebnisse der Reise Eisentrauts 1957/58). — Bonn. zool. Beitr. 10: 198–217.

— (1968): Contribution à l'étude des Soricidae de Fernando Po et du Cameroun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 15–42.

— & J. Meester (1977): Order Insectivora. — In: Meester, J., & H. W. Setzer (eds): The mammals of Africa. An identification manual. 1: 1–29. — Washington.

Sanderson, I. T. (1940): The mammals of the north Cameroons forest area. — Trans. zool Soc. Lond. 24: 623–725, 22 pls.

Adresse de l'auteur: Dr. R. Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D 5300 Bonn 1.

Aus der Abteilung Physiologische Ökologie am Institut für Biologie III (Lehrstuhl Zoophysiologie) der Universität Tübingen

Nektar-Lecken beim afrikanischen Langzungen-Flughund *Megaloglossus woermanni* Pagenstecher, 1885

von

ERWIN KULZER

Einleitung

Die Langzungen-Flughunde (Macroglossinae — Pteropodidae) gehören zu den kleinsten Arten unter den Flughunden; sie besitzen einen auffallend schmalen Kopf und eine lange, weit vorstreckbare Zunge. An der Zungenspitze befinden sich zahlreiche haarartige, nach rückwärts gerichtete Papillen (Eisentraut 1956). Die Langzungen-Flughunde sind Blütenbesucher und bilden in den Altwelttropen das ökologische Äquivalent zu den neuweltlichen Langzungen-Vampiren (Glossophaginae — Phyllostomatidae). In beiden Unterordnungen der Chiropteren haben sich somit hochspezialisierte Blütenbesucher entwickelt, die sich vom Nektar und Pollen der nachtblühenden und stark duftenden Fledermausblumen ernähren und dabei die Bestäubung durchführen.

Die Langzungen-Flughunde der Gattungen *Eonycteris* und *Macroglossus* sind im indoaustralischen Raum weit verbreitet; über ihre Beziehungen zu verschiedenen Blütenpflanzen liegen zahlreiche Freilandbeobachtungen vor (Zusammenfassung bei Eisentraut 1945, Start 1974, Gould 1978). Über den kleinsten Vertreter dieser Flughunde, *Megaloglossus woermanni*, der als einziger Vertreter der Unterfamilie in den Regenwaldgebieten von Westafrika bis Uganda verbreitet ist, gibt es dagegen nur wenige Beobachtungen (Rosevear 1965, Brosset 1966 a, b). Eisentraut (1956) hat durch den bei Magenuntersuchungen aufgefundenen Pollen erstmals den Nachweis für den Blütenbesuch erbracht; am Kamerunberg (1963) beobachtete er *Megaloglossus* beim Besuch von *Kigelia*-Blüten. Happold & Happold (1978) und Coe (1975) beschrieben als Habitat im tropischen Regenwald den Bereich der oberen und mittleren Baumkronen. Ayensu (1974) zählte *Megaloglossus* auf Grund zahlreicher morphologischer Merkmale zu den perfekten Nektartrinkern. *Megaloglossus* ist danach nicht nur der Zwerg unter den Flughunden (kleiner als 70 mm), sein Kopf ist extrem lang (25–29 mm) und eignet sich zum Eintauchen in Blütenkelche.

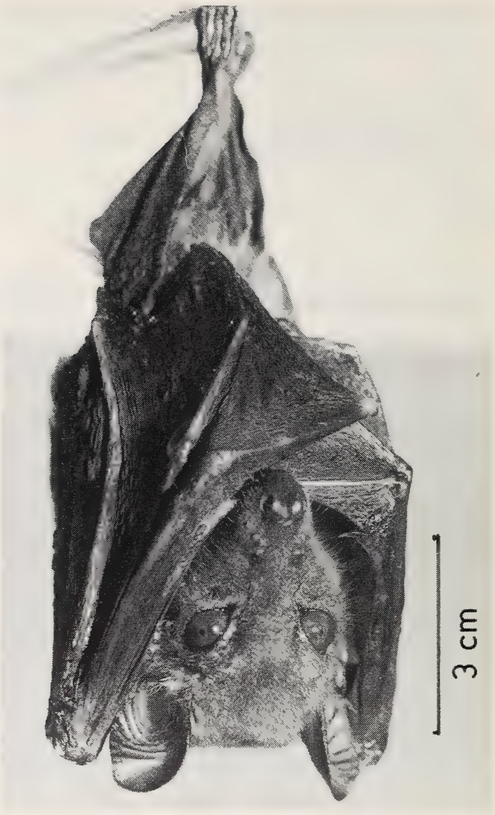


Abb. 1: *Megaloglossus woermanni.*

Zwei dieser kleinen Flughunde konnten wir (Kulzer & Storf 1980) unter Laborbedingungen 14 Tage lang in gutem Zustand halten und dabei ihre Temperaturregulation untersuchen. Gleichzeitig gelangen Filmaufnahmen beim Trinken von Honigwasser. Sie werden hier im Zusammenhang mit der Oberflächenanatomie der Zunge dargestellt und mit den entsprechenden Strukturen von *Glossophaga soricina*, einem Blumenvampir, verglichen.

Für den Fang der wertvollen Tiere und den mühsamen Transport danke ich Herrn Prof. Dr. W. Harder, für unersetzliche Hilfe beim Fang den Mitarbeitern im Laboratoire Intertropical du C.N.R.S., Makokou, Rép. Gabonaise. Herrn Dr. H. Erkert danke ich für die Überlassung der fixierten *Glossophaga soricina*, die in Columbien gefangen wurden.

Material und Methoden

Fünf Langzungen-Flughunde (*Megaloglossus woermanni*) wurden im September 1978 im Regenwaldgebiet von Makokou (Gabun) mit Netzen gefangen. Zwei ♀♀ konnten lebend nach Tübingen gebracht werden. Hier wurden sie zwei Wochen lang in einem Käfig (60 × 50 × 50 cm) in guter Kondition gehalten. Zu Beginn der Untersuchungen betrug ihr Gewicht 11,4 und 13,4 g. Als Futter erhielten die Tiere Honig- oder Zuckerwasser aus der Pipette oder aus einer Vogeltrinkröhre. Auch fein geschabter Bananenbrei wurde aufgeleckt und gekaut, das Fasermaterial jedoch stets wieder ausgespuckt. Die Tiere wurden bei der Nahrungsaufnahme beobachtet und fotografiert. Mit Hilfe einer Nizo-S 80 wurde das Auflecken von Honigwasser von der Pipette und das Trinken aus einem Reagenzglas (Innendurchmesser 8,6 mm) mit 24 und 54 Bildern/Sek. gefilmt. Die Analyse der Zungenbewegungen erfolgte mit dem Filmbetrachter oder durch Stillstandprojektion. Die Einzelbilder wurden nachgezeichnet. Die Untersuchung der Oberflächenanatomie der Zunge erfolgte mit dem Zeiss-Stereomikroskop III; alle topographischen Aufnahmen wurden mit dem Zeiss-Tessovar und einer Contax RTS gemacht.

Ergebnisse

Oberflächenanatomie der Zunge

Die Zunge von *Megaloglossus* liegt in einer Gleitbahn zwischen den Eckzähnen und einer rinnenartigen Vertiefung des vorderen Unterkiefers. Die Filmaufnahmen haben gezeigt, daß beim Lecken das Maul nur zu einem schmalen Spalt geöffnet wird, um den Rückfluß der Nahrung zu verhindern.

Die in 70 %igem Alkohol fixierte Zunge ist von der Spitze bis zum Schlund etwa 22 mm lang. In der Spitzenzone stehen beidseitig auf einer Länge von 6–7 mm dünne Haarpapillen (Papillae filiformes). Die unmittelbar an der Spitze gelegenen Papillen sind dorsalwärts, die nachfolgenden Reihen aber dorso-medianwärts ausgerichtet. Sie überkreuzen sich mit den Spitzen vielfach in der Medianlinie (Abb. 2 a, 3 a). Der Abstand zwischen den Haarpapillen variiert; er beträgt meist weniger als 0,2 mm (gemessen an den parallel stehenden Papillen an der Seite der Zungenspitze). Die Haarpapillen stehen auf dem Zungenrücken zu beiden Seiten in je 8–15 Reihen und ragen mit ihren Spitzen bis nahe an die Medianlinie oder überragen diese noch (Abb. 4 b). Ihre Winkelstellung variiert: Im mittleren Bereich beträgt der Winkel zur Medianlinie annähernd 60°. An der Zungenspitze ist die Basis der Papillen etwa 0,2 mm breit. Bis zu ihrer Spitze erreichen sie eine Länge von 0,7 mm. Die seitlichen Haarpapillen sind an ihrer Basis ebenfalls abgeflacht; ihr langer Schaft ist aber geknickt. An der Seite zeigt die Zungenspitze eine scharfe Grenze zwischen der glatten Schleimhaut des Zungenbodens und den im spitzen Winkel nach rückwärts gerichteten Haarpapillen. In der Medianlinie der Zunge ist eine geringe Vertiefung erkennbar. Im letzten Drittel der Zungenspitze werden die Haarpapillen kürzer und verschwinden gegen die Seitenlinie der Zunge schließlich ganz. In ihrer Gesamtheit bilden die Haarpapillen ein filzartiges Polster, dessen Haare (in der Mehrzahl) rückwärts ausgerichtet sind. Dies ist an den Präparaten besonders gut zu sehen, wenn die Zungenoberfläche abtrocknet und die Zwi-

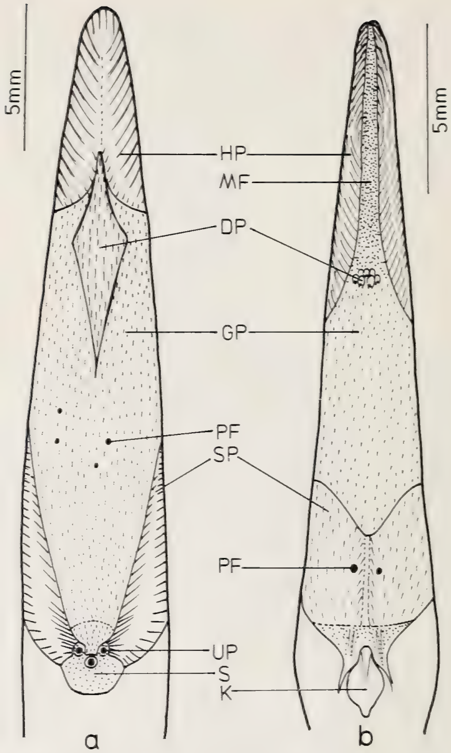


Abb. 2: Schematische Darstellung der Papillenfelder auf dem Zungenrücken von (a) *Megaloglossus woermanni* und (b) *Glossophaga soricina.* Zum Vergleich sind beide Zungen in gleicher Größe gezeichnet. Die Striche geben die Ausrichtung der Haarpapillen an der Spitze, der 3- und 2gezackten Papillen (Rautenfeld) und der spitzen Papillen am Zungengrund an. Bei *Glossophaga* sind die großen 2gezackten Papillen direkt gezeichnet. — HP = Haarpapillen, MF = Medianfurche, DP = 3- oder 2gezackte Papillen, GP = schuppenförmige Papillen (gefranst), PF = pilzförmige Papillen, SP = spitze Papillen, UP = umwallte Papillen, S = Schlundeingang, K = Kehlkopfeingang.

schenräume flüssigkeitsfrei werden. Tränkt man die Papillen mit einem Wassertropfen, so füllen sich die Zwischenräume schlagartig wie ein Schwamm. Es ist anzunehmen, daß die Nektaraufnahme an der Zungenspitze auf diese Wiese erfolgt. Bei der Rückholbewegung der Zunge muß die Flüssigkeit wieder ausgepreßt werden. Dies geschieht vermutlich gegenüber dem Gaumen.

Auf Höhe der letzten Haarpapillen stehen in einem rautenförmigen Feld 40–50 drei- und zweifach gezackte Hornpapillen (Abb. 2 a, 3 a, 4 c, 4 d). Etwa 12 davon sind besonders groß; in der Medianlinie erreichen sie eine Breite von etwa 0,4 mm. Die größte Breite des rautenförmigen Feldes beträgt 1,5 mm. Alle Zacken dieser Papillen sind dorsalwärts zum Zungengrund gerichtet. Sie haben wahrscheinlich die Aufgabe, den Rückstrom der Nahrung zu verhindern. Das Feld der dreigezackten Papillen ist von allen Seiten her durch kleinere aber sehr kompakte, meiste zweigezackte oder gefranste Hornpapillen eingeschlossen (Abb. 2 a, 3 a, 4 d). In ihrer Gesamtheit gleichen diese Papillen einem Schuppenkleid. Sie reichen seitlich bis an die Grenze der Schleimhaut und auf dem Zungenrücken bis knapp vor den Schlundeingang. In der Mitte des Zungenrückens sind diese Papillen nach dem Muster von Dachziegeln angeordnet; sie stehen zueinander auf Lücke und überragen mit ihren Fransen die jeweils nachfolgenden Papillen.

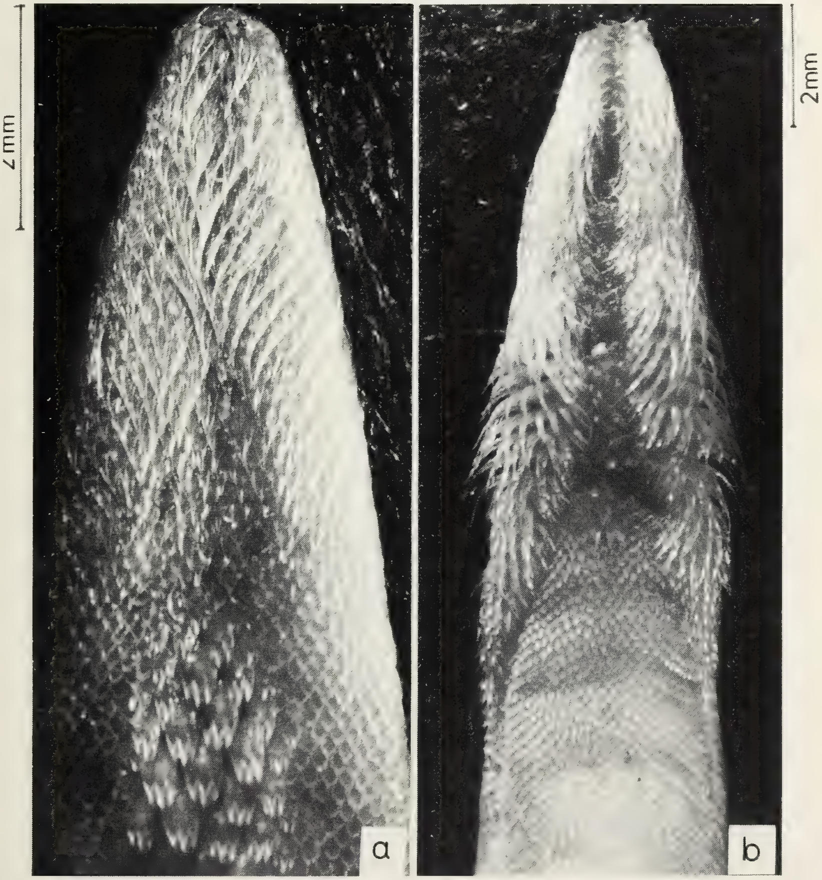


Abb. 3: Zungenspitze von *Megaloglossus woermanni* (a) und *Glossophaga soricina* (b). Die Zone der Haarpapillen ist in gleicher Größe dargestellt. Bei dem Flughund ist die Medianfurche nur sehr schwach ausgeprägt. Bei der Fledermaus sind die Haarpapillen nach beiden Seiten gescheitelt. Bei beiden Arten schließen die 3- und 2gezackten Papillen die Spitzenregion dorsalwärts ab. Anschließend beginnt das Schuppenmuster.

Einzige Unterbrechung sind die wenigen pilzförmigen Papillen (Papillae fungiformes) knapp hinter der Zungenmitte. Letztere besitzen einen runden Querschnitt und tragen keine Fransen.

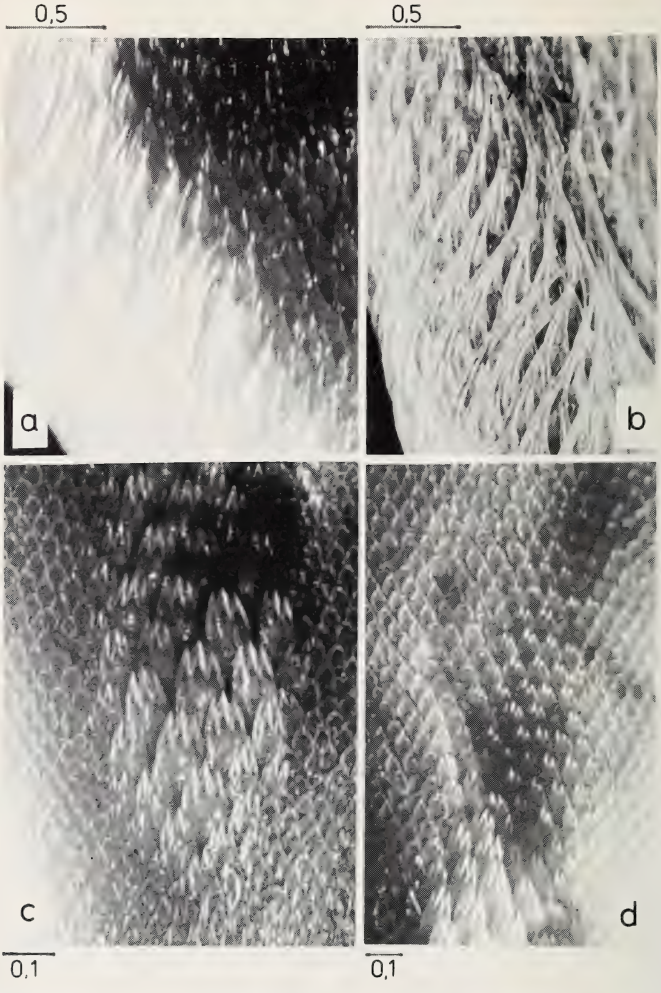


Abb. 4: Papillenmuster von *Megaloglossus.* (a) Spitze Papillen am Seitenrand des Zungenrückens; sie sind fleischig und ragen von beiden Seiten gegen die Schlundöffnung. (b) Haarpapillen an der rechten Seite der Zungenspitze. Die haarförmigen Fortsätze legen sich in jeder Papillenreihe aneinander und ragen gegen die Medianlinie der Zunge. Der dichte Filz der Haarpapillen ist zu erkennen. (c) Dreigezackte Papillen im median liegenden Rautenfeld. Sie sind von den schuppenförmigen Papillen allseitig eingeschlossen. Ihre Fransen weisen dorsalwärts. (d) Am unteren Bildrand sind noch die dreigezackten Papillen zu sehen; daran schließen zweigezackte und schließlich die schuppenförmigen Papillen an; letztere bilden eine typische Musterung. Maßstab in mm.

Etwa 12 mm vor dem Schlund beginnen zu beiden Seiten der Zunge Felder mit spitzen Papillen (Abb. 2 a, 4 a), die zunächst gegen den Zungenrükken gerichtet sind. Vor dem Schlund stellen sie sich gegen die Öffnung und kreisen sie von der Seite her ein. Die spitzen Papillen fassen von beiden Seiten her das mediane Papillenfeld ein (maximal 2 mm breit) und bilden mehrere Kammreihen (Abb. 4 a). Sie erreichen eine Länge bis zu 0,5 mm. Auch diese Papillen dürften eine Sperrfunktion gegen rückfließende Nahrung ausüben.

Das Mittelfeld der Papillen geht unmittelbar vor dem Schlundeingang in spitze oder stumpfe kegelförmige Papillen über, die dann mit den seitlichen spitzen Papillen einen Wall um die großen umwallten Papillen (Papillae circumvallatae) bilden. Ein ununterbrochener großer Ringwall umgibt die dritte genau median gelegene umwallte Papille (Abb. 2 a). Ihr Durchmesser beträgt 0,3 mm.

Zungenbewegungen

Die Berührung der Mundspitze mit Honigwasser löste bei hungrigen Tieren sofort Leckbewegungen aus. Die Flughunde holten sich auf diese Weise nicht nur Einzeltropfen von der Pipettenspitze, sie leckten die Flüssigkeit auch aus einem kleinen Reagenzglas, durch das die Bewegungen der Zunge genau zu beobachten waren.

Abb. 5 zeigt schematisch die Bewegung der Zunge in 4 aufeinanderfolgenden Einzelbildern (24 B/s). Die gesamte Zeitspanne beträgt 167 ms; sie entspricht einer Eintauch- und Rückholbewegung der Zunge. Im ersten Filmbild ist die Spitze der Zunge gerade sichtbar; das zweite Bild zeigt die Zunge langgestreckt. Sie erreicht bereits den Rand der Flüssigkeit. Auf Bild 3 ist die Spitze deutlich rückwärts gekrümmt. In dieser Phase werden die Haarpapillen mit der Flüssigkeit beladen, denn auf dem 4. Bild ist bereits die Rückholbewegung im Gange. Auf dem nicht mehr dargestellten Bild 5 ist von der Zungenspitze nichts mehr zu sehen. In dieser Phase müßte bereits das Abpressen oder das Schlucken erfolgen. Die gestrichelte Linie zeigt den Spiegel des Honigwassers bei Bild 4. Mit der Rückbewegung der Zunge wird auch die Flüssigkeit an der Glaswand hochgezogen. Die Filmaufnahmen zeigen insgesamt eine große Variation der Leckbewegungen, die nur „genormt" ablaufen, solange der Flüssigkeitsspiegel leicht erreicht wird. Anschließend beleckt der Flughund auch noch die Innenwand des Glases, wobei die Zunge wie ein Wischlappen arbeitet. Die Filmaufnahmen zeigen ferner, daß das tiefe Flüssigkeitsniveau — ausgehend von einem randvollen Glas — mit 19 vollständigen Zungenbewegungen erreicht wird. Das entspricht etwa 2,6 Sekunden. Auf den 64 nachgezeichneten Filmbildern entfallen pro Zungenschlag durchschnittlich 3,4 Bilder (jeweils 142 ms). In einer Sekunde erfolgen somit 7 Zungenbewegungen. Das ebenfalls nach

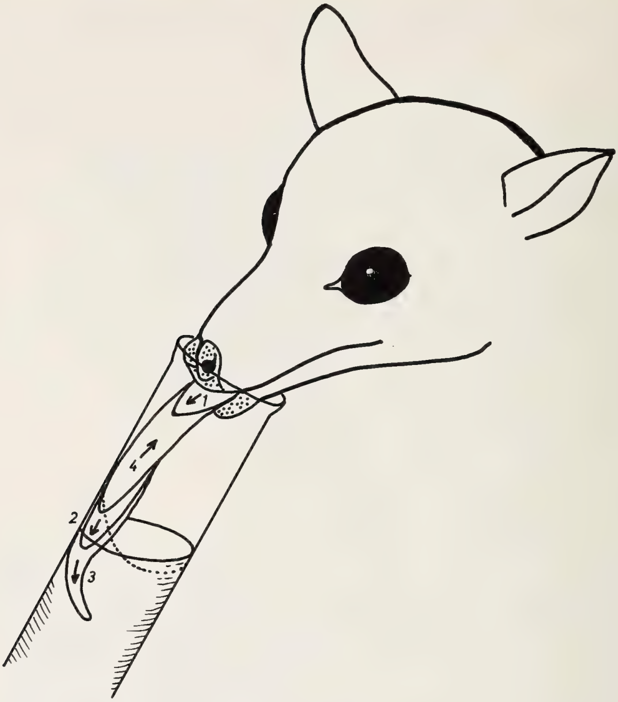


Abb. 5: Zungenbewegungen von *Megaloglossus* nach Filmaufnahmen (24 B/s); die Zunge wurde nach 4 aufeinanderfolgenden Filmbildern gezeichnet (1–4). Innendurchmesser des Trinkglases 8,7 mm (s. Text).

den Filmbildern ermittelte Volumen an aufgenommenem Honigwasser beträgt etwa 0,47 ml (für 19 Zungenschläge); pro Zungenbewegung werden 0,024 ml aus dem Glas entnommen, bei 7 Zungenschlägen in der Sekunde sind das 0,18 ml.

Mit einer in 70 %igem Alkohol fixierten Zunge wurde der Vorgang der Flüssigkeitsaufnahme durch die Zunge simuliert. Dazu wurde die zuvor abgetrocknete Zunge zu $^2/_3$ in Wasser getaucht, anschließend mit vorgewogenem Filterpapier abgetrocknet und durch Wägung die aufgesaugte Wassermenge ermittelt. Je nach Eintauchtiefe hielt die Zunge mit ihren Papillen 8–25 mg Wasser fest. Durch den filzartigen Papillenbelag kann somit eine beträchtliche Flüssigkeitsmenge aufgenommen werden.

Die Leckbewegungen lassen sich besonders gut mit einer Pipette auslösen. In Abb. 6 sind die nachgezeichneten Bilder einer Leckbewegung (54 B/s) dargestellt. Die Ziffern an der Zunge entsprechen den fortlaufenden Filmbildern (der Kopf wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit viermal untereinander gezeichnet).

Die Bilder 1–3 zeigen, wie sich die Zunge der Pipettenspitze nähert; die Zungenspitze ist dabei nach rückwärts gekrümmt. Bei Bild 4 nimmt die Zunge den Flüssigkeitstropfen von der Pipette auf. Auch die Bilder 5–6 zeigen noch eine ähnliche Position der Zunge, nur mit veränderter Stellung der Spitze. Die Rückholbewegung wird erst auf Bild 7 deutlich. Anschließend erfolgt eine Art Zungenschlag nach oben (8–9); nun erst (9–11) wird die Zunge über die Oberlippe gezogen und eingeholt (Gesamtdauer der Bewegung 204 ms).

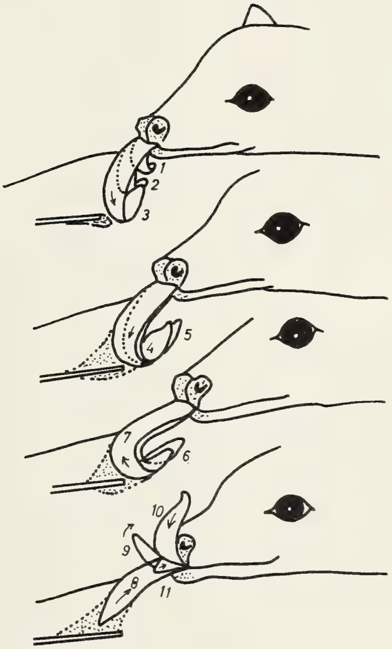


Abb. 6: Leckbewegungen der Zunge von *Megaloglossus* an einer Trinkpipette. Der Kopf des Tieres liegt mit dem Unterkiefer auf der Hand auf. Zur besseren Übersicht wurden die 11 aufeinanderfolgenden Bilder auf 4 Zeichnungen verteilt (Zungenpositionen 1–11, 54 B/s).

Der Kopf des Tieres wurde bei diesem Versuch in der Hand gehalten (Unterkiefer auf dem Daumen), so daß sich der Flüssigkeitstropfen auch auf der Hand ausbreitete (punktiert). Das Tier reagierte darauf stets mit links und rechts gerichteten Wischbewegungen der Zunge; auch dabei wird das Honigwasser von der Zungenspitze festgehalten. Die starke Krümmung der Zungenspitze fällt auch bei diesen Bewegungen auf.

Diskussion

In den beiden Unterordnungen der Chiropteren, bei Fledermäusen und Flughunden, entwickelte sich konvergent die Fähigkeit zum Blütenbesuch und zur Ernährung mit Nektar und Pollen. Diese Entwicklung vollzog sich zweimal und unabhängig voneinander bis zu dem Verhältnis einer Symbiose: Während die Fledertiere ihre Nahrung von den Pflanzen beziehen, erfolgt gleichzeitig die Pollenübertragung von Blüte zu Blüte. Fledermäuse und Flughunde, aber auch die Blüten, haben sich an diese Wechselbeziehung physiologisch, morphologisch und in ihrem Verhalten weitgehend angepaßt. In der Art einer „Erwiderungsevolution" spricht man von Blumenfledermäusen und Fledermausblumen. Ihre wichtigsten Merkmale sind:

Fledermausblumen	Blumenfledermäuse
Nachtblüher	dunkelaktiv
stark duftend	gut ausgeprägtes Riechorgan
große, feste Blüten oder Blütenstände	kleine leichte Körper zur Landung auf den Blüten
	Entwicklung zum Schwirrflug
starke Nektarabsonderung	extrem langer Kopf zum Eintauchen in die Blüte, sowie extrem verlängerte und stark bewegliche Zunge mit Haarpapillen zur Aufnahme des Nektars und des Pollens
Stellung der Staubgefäße und der Narbe	
	Reduktion der Molaren, Einschränkung der Kaufunktion

In den beiden Unterfamilien Glossophaginae und Macroglossinae erreicht die Entwicklung zum Blütenbesuch ihren Höhepunkt. Dies zeigt sich einerseits in dem kolibrihaften Schwirrflug vor den Blüten bei *Glossophaga soricina* (v. Helverson & v. Helverson 1975), wie auch bei den gewandten Trinkbewegungen der afrikanischen Langzungenflughunde. Bei den Megachiropteren läßt sich der Grad der Evolution auch noch bei den rezenten Formen nachvollziehen. Eisentraut (1945) stellt eine noch ganz einseitige Beziehung gegenüber Blütennahrung an den Anfang. Flughunde der Gattungen *Pteropus, Eidolon, Epomophorus* und *Rousettus* sind überwiegend Früchtefresser; sie werden aber wohl von stark duftenden Blüten angelockt und verzehren dann deren fleischige Blätter. Allein für *Rousettus* lassen sich 10 verschiedene Blütenarten hierfür anführen (Kulzer 1979). Diese Flughunde fressen und zerstören Blüten ohne Rücksicht auf Bestäubung, die dabei nur zufällig erfolgen kann. Ein Blütenbesuch ohne Zerstörung der Blüte wurde schon von McCann (1932) in anschaulicher Weise von dem Kurznasenflughund *Cynopterus sphinx* an *Kigelia pinneata* (Leberwurstbaum) beschrieben. Dieser kleine Flughund landet kurzfristig an der Blüte und hinterläßt dabei Kratzspuren auf den Blättern. Er streckt den Kopf in den Blütenkelch und nimmt dabei Nektar und Pollen auf. Durch das Gewicht des Flughundes neigt sich die Blüte nach abwärts, und der am Blütengrund stehende Nektar fließt nach vorne, so daß er aufgeleckt werden kann. Währenddessen laden die Antheren Pollen auf die Kopfhaare des Flughundes ab, der auf die nächstfolgende Blüte übertragen wird.

In einer Freilanduntersuchung hat Gould (1978) den Blütenbesuch von *Eonycteris spelaea* an *Oroxylum indicum* (Bignoniaceae) beobachtet und analysiert. Dabei zeigte sich, daß während der ersten Anflugphase die Blüten noch nicht so weit geöffnet waren, daß die Flughunde den Nektar erreichen konnten. Erst während einer zweiten Anflugphase gelangten sie mit dem Kopf so tief in die Blüte hinein, daß der Zugang zum Nektar frei war. Bei der Landung umgreifen die Flughunde mit den Daumenkrallen den Blütenkelch und halten sich auch noch mit den Hinterfüßen daran fest. Die Blüte ist zwar kräftig genug, um den Flughund zu tragen, sie biegt sich aber abwärts. Erst durch diese Stellungsänderung gelingt es dem Tier, den Nektar herauszuholen. Die Zahl der Anflüge pro Nacht und die Verweildauer auf einer Blüte hängen in erster Linie von der Nektarproduktion ab. Mit präparierten Zuckerlösungen, die in die Blüten eingefüllt wurden, konnte die aufgenommene Nahrungsmenge ermittelt werden. Sie betrug 0,05 ml/s (0,04–0,15). Da die Blüte selbst etwa 1,8 ml Nektar produzieren kann, müßte sie 36 mal aufgesucht werden (bei 1 Sek. Landedauer), um allen Nektar herauszuholen.

Der afrikanische Langzungenflughund zeigt alle wichtigen Merkmale eines blütenbesuchenden Flughundes: Seine Zunge ist zum Nektartrinken geeignet. Sie besitzt dafür einen hochsaugfähigen Filz aus Haarpapillen an der Zungenspitze, in dem sich die Flüssigkeit fängt. Dies läßt sich sogar noch an der fixierten Zunge zeigen. Ein Vergleich mit den neotropischen Blütenvampiren, insbesondere mit *Glossophaga soricina* bietet sich an, zumal hierüber ebenfalls Filmaufnahmen über das Nektarsaugen vorliegen (v. Helverson & v. Helverson 1975).

In Abb. 2 a, b sind die Papillenmuster der Zungen von *Megaloglossus* und *Glossaphaga* in gleicher Größe nebeneinander dargestellt. In beiden Fällen trägt die Zungenspitze links und rechts lange Haarpapillen, bei *Glossophaga* sehr deutlich durch eine lange mediane Furche (bis zu einer Breite von 0,75 mm) in zwei Felder getrennt. Während bei *Megaloglossus* diese Papillen zur Medianlinie und auch dorsalwärts streichen und sich dabei in der Mitte sogar noch überdecken, sind sie bei *Glossophaga* streng gescheitelt (Abb. 3 a, b). Im vorderen Bereich zeigen ihre Spitzen zunächst dorsal- und lateralwärts. Im zweiten Drittel der Zungenspitze wenden sie sich wieder medianwärts genau auf die Furche zu. Bei *Glossophaga* wie auch bei *Megaloglossus* dienen diese Haarpapillen zur Nektaraufnahme. Sie halten die Flüssigkeit in den Zwischenräumen solange fest, bis sie in den Mundraum eingeführt wird. Auch am toten Tier saugen die Haarpapillen noch wie ein Schwamm Flüssigkeit an.

Der mittlere Bereich der Zunge beginnt wiederum bei beiden Arten mit den zwei- und dreigezackten Papillen; bei *Glossophaga* sind sie nur auf ein kleines Feld beschränkt; sie verschließen mit den nach dorsal gerichteten Zähnchen (wie ein Ventil) die mediane Furche von hinten. Bei *Megaloglossus* bilden diese Papillen dagegen ein großes rautenförmiges Feld. Der Zungenrücken ist im mittleren und dorsalen Bereich wiederum bei beiden Arten von kleinen Papillen besetzt, die dachziegelartig angeordnet sind und über dem Zungenrücken eine Art Schuppenkleid bilden (Abb. 3 a, b). Sie sind dorsalwärts gezackt oder gefranst und richten den Flüssigkeitsstrom direkt auf die Schlundöffnung zu. Die Übereinstimmung im Papillenmuster zeigt sich auch noch in der lateralen Schlundregion. Bei beiden Arten umstehen verschieden große spitze Papillen den vorderen Schlundbereich, der die Nahrung vor dem Schlucken aufnimmt. Ein nahezu identisches Papillenmuster zeigen auch noch andere Arten der Blumen-Vampire (Park & Hall 1951, Cockrum & Hayward 1962, Howell 1972, Greenbaum & Phillips 1974, Howell & Hodgkin 1976).

Ein Vergleich der Zungenbewegungen von *Megaloglossus* und *Glossophaga* zeigt in der Vielseitigkeit große Übereinstimmung. Die rasche Aufnahme des Nektars dürfte dabei für die im Schwirrflug vor den Blüten verharrenden *Glossophaga* (v. Helverson & v. Helverson 1975) noch wichtiger sein als für die auf den Blüten landenden Flughunde.

In beiden Unterordnungen zeigt sich ein hoher Grad an Konvergenz: Die morphologische und physiologische Anpassung sowie die typischen Verhaltensweisen blütenbesuchender Arten sind bei *Megaloglossus* und *Glossophaga* ähnlich. *Glossophaga* übertrifft den Flughund durch die Fähigkeit zum Schwirrflug. *Megaloglossus* ist, wie auch die anderen Vertreter der Macroglossiniae, zu einem komplizierten Landemanöver gezwungen. Auf diese Belastung der Blüte hat sich aber die Pflanze eingestellt. Sie gibt den Nektar erst in einer bestimmten Blütenposition frei (McCann 1932, Van der Pijl 1969, Kock 1972, Start 1974, Gould 1978) und garantiert damit auch die Übertragung des Pollens von Blüte zu Blüte.

Zusammenfassung

Die Zungenoberfläche des Langzungenflughundes *Megaloglossus woermanni* ist in hohem Grade an die Aufnahme von Nektar aus Blüten angepaßt. Die Zungenspitze trägt zahlreiche Reihen von haarartigen Papillen, die gegen den Zungengrund nach rückwärts und gegen die Medianlinie der Zunge gerichtet sind. Diese Papillen sind 0,7 mm lang, an der Basis bis 0,2 mm breit und schuppenartig abgeflacht. An der Seite der Zunge werden sie kürzer. Die große Zahl der haarartigen Papillen ergibt eine filzartige Struktur, in der sich der Nektar verfängt. Diese anatomischen Strukturen sind mit der Zungenoberfläche der nektartrinkenden Neuweltfledermäuse, insbesondere *Glossophaga soricina*, prinzipiell ähnlich. Durch Filmaufnahmen an gefangenen Langzungenflughunden konnten die schnellen Zungenbewegungen beim

Trinken von Honigwasser registriert werden. Die durchschnittliche Zahl der Leckbewegungen pro Sek. (aus dem Reagenzglas) beträgt 7 und die dabei aufgenommene Flüssigkeitsmenge etwa 0,18 ml.

Summary

The dorsal surface of the tongue of *Megaloglossus woermanni,* the African long-tongued fruitbat, is highly adapted to nectar-drinking. The anterior tip of the tongue is covered by rows of hair-like papillae which project posteriorly. The filiform papillae are 0,7 mm in length and 0,2 mm in width (at their base). They become shorter at the lateral surface of the tongue. The many filiform papillae not only occupy a large area on the tip of the tongue, the very short distances between them (0,2 mm) cause a felt-like structure in which the nectar is caught. These anatomical structures are generally similar to the surface of the tongue of the New World nectar-feeding bats, especially in *Glossophaga soricina.* The quick movements of the tongue of *Megaloglossus woermanni* could be shown by motion pictures. Using honey-water as food, the fruitbats made 7 licking movements/sec.; the amount of fluid withdrawn from a glass tube was 0,18 ml/sec.

Literatur

Ayensu, S. E. (1974): Plant and bat interactions in West Africa. — Ann. Missouri bot. Gard. 61: 702–722.

Brosset, A. (1966 a): Les Chiropteres du Haut-Ivindo (Gabon). — Biologia gabonica 2: 47–86.

— (1966 b): La biologie des Chiropteres. — Masson, Paris.

Cockrum, E. L., & B. Hayward (1962): Hummingbird bats. — Nat. Hist. 71: 39–44.

Coe, M. (1975): Mammalian ecological studies on Mount Nimba, Liberia. — Mammalia 39: 523–588.

Eisentraut, M. (1956): Der Langzungenflughund *Megaloglossus woermanni,* ein Blütenbesucher. — Z. Morph. Ökol. Tiere 45: 107–112.

— (1945): Biologie der Flederhunde (Megachiroptera). — Biologia generalis (Wien) 18: 327–435.

— (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg & Berlin.

Gould, E. (1978): Foraging behavior of Malaysia nectar-feeding bats. — Biotropica 10 (3): 184–193.

Greenbaum, I. F., & C. J. Phillips (1974): Comparative anatomy and general histology of the tongues of long-nosed bats (*Leptonycteris sanborni* and *L. nivalis*) with reference to infestation of oral mites. — J. Mammal. 55: 489–504.

Happold, D. C. D., & M. Happold (1978): The fruit bats of Western Nigeria. — Nigerian Field 18: 31–37, 72–77, 121–127.

Helverson, O. v., & D. v. Helverson (1975): *Glossophaga soricina* (Phyllostomatidae), Nahrungsaufnahme (Lecken). — Encyclopaed. Cinemat. (Wolf, G., Ed.) (E. 1837, 1975), Göttingen.

Howell, D. J. (1972): Adaptive morphology of the tongue of nectar-feeding bats. — Bat Research News 13 (4): 64.

— (1974): Bats and pollen: Physiological aspects of the syndrome of Chiropterophily. — Comp. Biochem. Physiol. 48A: 263–276.

— & N. Hodgkin (1976): Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar-feeding bats. — J. Morph. 148: 329–336.

Kock, D. (1972): Fruit bats and bat flowers. — Bull. E. Afr. nat. Hist. Soc. 1972: 123–126.

Kulzer, E. (1979): Physiological ecology and geographical range in the fruit-eating cave bat genus *Rousettus* Gray 1821 — A review. — Bonn. zool. Beitr. 30: 233–275.

— & R. Storf (1980): Schlaflethargie beim afrikanischen Langzungenflughund *Megaloglossus woermanni* Pagenstecher, 1885. — Z. Säugetierkd. 45: 23–29.

McCann, C. (1932): On the fertilization of the flowers of the sausage tree (*Kigelia pinnata* DC) by bats. — J. Bombay nat. Hist. Soc. 35: 467–471.

Park, H., & E. R. Hall (1951): The gross anatomy of the tongues and stomachs of eight New World bats. — Trans. Kans. Acad. Sci. 54: 64–72.

Rosevear, D. R. (1965): The bats of West Africa. — Brit. Mus. Nat. Hist., London.

Start, A. (1974): The feeding biology in relation to food sources of nectarivorous bats (Chiroptera: Macroglossinae) in Malaysia. — Thesis Univ. Aberdeen, 269 pp.

Van der Pijl, L. (1969): Evolutionary action of tropical animals on the reproduction of plants. — Biol. J. Linn. Soc. 1: 85–96.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. Kulzer, Abtl. Physiologische Ökologie am Institut für Biologie III (Lehrstuhl Zoophysiologie), Auf der Morgenstelle 28, D 7400 Tübingen.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

A review of the leaf-nosed bats *Rhinonycteris, Cloeotis* and *Triaenops* (Chiroptera: Hipposideridae)

by

J. E. HILL

Department of Zoology, British Museum (Natural History)

Introduction

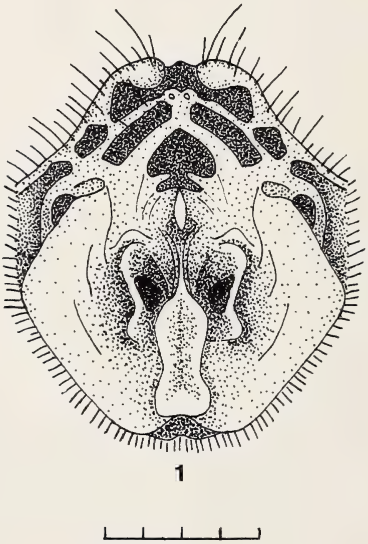
The hipposiderid bats *Rhinonycteris* of northwestern Australia, *Cloeotis* of Africa and *Triaenops* of southwestern Asia and Africa form a small group characterised principally by a number of common features of the nasal foliations. All have a strap-like projection extending forward from the internarial region over the anterior leaf (of which it forms a part) to its edge and all have a strongly cellular posterior leaf, recalling in some of its features the cellular lancet of *Rhinolophus.* The posterior leaf in *Cloeotis* and *Triaenops* is further modified by three upwardly directed processes developed from its upper edge: in *Rhinonycteris* such processes are lacking, the upper part of the posterior leaf instead divided medianly, the division demarcated laterally by the thickened posterior walls of the uppermost cells.

The noseleaves of the three genera differ widely from those of the remaining hipposiderid genera *Hipposideros, Anthops, Asellia, Asselliscus, Coelops* and *Paracoelops.* None has an anterior median strap-like process or 'sella' although in *Hipposideros jonesi, H. marisae* and *H. ridleyi* the internarial septum is expanded to form a small circular structure between and above the nostrils, and none has a cellular posterior leaf, although it may be divided by vertical septa to form a shallowly pocketed structure, sometimes with a lobed upper margin. In no case, however, do these pockets form the deep, well divided cells that characterise *Rhinonycteris, Cloeotis* or *Triaenops,* nor do the lateral cells extend behind the upper part of the leaf as they do in the latter two of these genera. Vertical projections from the posterior leaf occur in *Asellia* and *Aselliscus* but are essentially lobulations of its upper margin rather than processes developed from the main body of the leaf as in *Cloeotis* and *Triaenops.* Moreover, the intermediate part of the noseleaf in *Rhinonycteris, Cloeotis* and *Triaenops* bears a well-developed anteriorly directed median process lacking from all other hipposiderids except the members of the *Hipposideros cyclops* group, but in these it is not associated with a deep median cell in the posterior leaf as it is in *Rhinonycteris* and *Triaenops* and to a lesser extent in *Cloeotis.*

Historically, Gray (1866) first recognised the essential features of the noseleaf of *Rhinonycteris* in drawing attention to the then unique cellular structure of the posterior leaf and to the longitudinal strap-like process over the centre of the anterior leaf. These led him to divide it from the rhinolophids or Rhinolophina as the sole member of a separate group, the Rhinonycterina. Interestingly, his definition of this last group would also include the more recently described genera *Triaenops* and *Cloeotis.* Gray also recognised the features of the posterior leaf that characterise *Hipposideros,* and that separate this genus from *Asellia, Aselliscus, Coelops* and *Paracoelops.*

The genera *Rhinonycteris* and *Triaenops* were described and illustrated in some detail by Dobson (1878) while Peters (1906) provided further illustrations. Thomas (1901) and Hayman (1960) gave accounts of *Cloeotis* and indicated its several similarities with *Triaenops.* Tate (1941) briefly discussed the three genera and provided comparative notes on several of their structures, but was unable to make a direct examination of *Rhinonycteris.* No other detailed comparative account has appeared.

All measurements are in millimetres. Minimum and maximum values are given, preceded in parentheses by the total of specimens measured.



1

Fig. 1. *Rhinonycteris aurantius.* BM(NH) 57.10.24.10. Anterior view of noseleaf. Scale = 4 mm.

Systematic accounts

Genus *Rhinonycteris* Gray, 1847

Rhinonicteris Gray, 1847: 16. — *Rhinolophus aurantius* Gray, 1845. Mis-spelling.
Rhinonycteris Gray, 1866: 81. — *Rhinolophus aurantius* Gray, 1845.

Muzzle rather obtuse, flattened laterally; noseleaf large, completely covering muzzle, the anterior leaf more or less pentagonal in outline, overlying a single, much thickened fleshy supplementary leaflet or ridge that extends unbrokenly from the base of the posterior leaf beneath the anterior leaf but with a shallow emargination at the median line. Lateral margins of anterior leaf rather angular, the leaf widest at about the level of the nostrils, rounded anteriorly and deeply emarginate medianly, the leaf behind the emargination flexed upwards to form and support the anterior part of a horizontal, flattened longitudinal process that terminates posteriorly between the nostrils. This process arises posteriorly from the internarial septum and thus extends forward over the anterior part of the anterior leaf of which it forms a part, with its lateral margins sharply constricted at about one third of its length from the front to give it in plan an hour glass shape, the lateral margins slightly elevated to produce a gutter-like appearance from above. Intermediate part of leaf not much developed but with a prominent, long, narrow median process with rounded tip projecting forward and upwards from its centre, a deep, upward opening pit behind and above its base, partially divided from the large median cell of the posterior leaf.

Posterior leaf with deep central cell, the opening subconical in shape, its lower margin incomplete and divided medianly, conjoined to the deep pit behind median projection of intermediate leaf; central cell flanked on its outer sides and above by two lateral, narrow, longitudinal cells, each extending upwards to a fleshy median division that extends vertically as a slight projection; below each longitudinal cell two small cells, open basally. Beyond this band of cells and above each eye a row of three smaller cells on each side, the lowermost open basally, the uppermost pair incompletely delimited at the innermost margin, their posterior walls thickened at this point, margining the median longitudinal opening of a depression behind the posterior leaf. Lateral supplementary leaflet thickened and ridge-like, especially laterally, joining an extension from the rear wall of the prominent longitudinal cells of the posterior leaf, just anterior to the eye.

Ear triangular, sharply pointed, about same length as head or slightly less, tip acutely pointed, anterior margin slightly convex, posterior margin straight distally, then convex, a little thickened at antitragal lobe; lips fringed anteriorly by small warts or papillae; calcar about one third length of uropatagial margin.

Skull slender, slightly elongate; braincase wide posteriorly but narrower and elongate anteriorly; no obvious lambdoidal ridges; sagittal crest of unusual form, arising posteriorly at centre of hinder part of braincase, rising to a maximal height rather in advance of middle of braincase at a point about level with posterior zygomatic roots, then terminating abruptly in a forwardly curving projection that does not extend at all onto the moderately constricted postorbital region. Rostrum distinctly lower than braincase, with prominent inflations separated by a shallow trough that is deepened posteriorly to form a shallow depression delimited by very faint supraorbital ridges; anteorbital foramen very large, rounded, closed by a narrow, thin bar of bone; zygoma with greatly enlarged jugal projection occupying almost its entire length and extending upwards at least to the level of the upper insertion of the anteorbital bar, its anterior edge nearly straight, its apex rounded and its posterior margin slightly convex. Premaxillae unusually thick, with at their line of contact a distinct ridge on the upper face, terminating anteriorly in an upwardly and backwardly directed point; premaxillae making a V-shaped junction with the maxillae; anterior palatal foramina almost enclosed by delicate anterior premaxillary processes; palation wide, broadly U-shaped, no bony post-palate; sphenoidal bridge moderate, not concealing lateral apertures; shallow sphenoidal depression; cochleae not enlarged, their width about one and one half times their distance apart.

Dental formula i 1/2, c 1/1, pm 2/2, m 3/3 = 30. Upper incisor (i^2) bilobed, the outer lobe slightly the smaller; c^1 slender, with slight cingulum but with large posterior secondary cusp extending halfway along shaft; anterior upper premolar (pm^2) small, extruded, second upper premolar (pm^4) and c^1 in contact; m^3 little reduced, with metacone and trace of fourth commissure; i$_{1-2}$ tricuspid, little imbricated; c$_1$ slender; anterior lower premolar (pm$_2$) about one half crown area and height of second lower premolar (pm$_4$); m$_3$ unreduced, its posterior triangle slightly larger than its anterior triangle.

Humerus with trochiter nearly as large as trochin, extending considerably beyond ovate humeral head, separated from it by a deep groove that terminates in a deep, well-developed supraglenoid fossa; articular surface on inner face of trochiter; strong median deltoid crest displaced towards rear of trochiter; capitellum slightly displaced from line of shaft, its principal articular surface large, rounded, lateral surface and trochlea narrow, about one quarter to one third width of principal surface; epitrochlea small, little more than one third width of articular surfaces, but with strong distal process from its distal margin, only narrowly separated from the trochlea and extending considerably beyond the articular surfaces.

The genus is monospecific and is of restricted distribution, occurring certainly only in northwestern Australia. The peculiarities of its noseleaf and skull remove it sharply from *Hipposideros* and its close relative *Anthops*, or from the lines of variation presented by *Asellia* and *Aselliscus* or *Coelops* and *Paracoelops.*

Rhinonycteris aurantius (Gray, 1845)

Rhinolophus aurantius Gray, 1845: 405, pl. 1, fig. 1. Port Essington, Northern Territory, Australia.

The species is sometimes brightly orange in overall colour, or sometimes brownish. Measurements: length of forearm (5) 45.8 – 47.1; greatest length of skull to canine (1) 17.1; condylocanine length (1) 14.8; width of rostrum (4) 5.5 – 5.8; postorbital width (2) 2.5, 2.6; zygomatic width (2) 8.5, 8.7; width of braincase (1) 7.5; mastoid width (1) 8.5; $c - m^3$ (5) 5.8 – 6.1; $c - m_3$ (5) 6.1 – 6.4.

There are certain records of this species from the Northern Territory (Parker, 1973: 35, 38, map 33; Johnson, 1964: 474) and from northern Kimberley in Western Australia (Ride, 1970: 166). It was reported from South Australia by Wood Jones (1925: 449) but its occurrence in this State is doubtful according to Ride (1970: 166, footnote, 148, footnote) who thinks that the report may originate from the period when the Northern Territory formed part of South Australia. Aitken (1975: 10, 13) noted that it is doubtfully recorded from South Australia, and suggested that it is uncertain whether it should continue to be included in the fauna of that State.

Genus *Cloeotis* Thomas, 1901

Cloeotis Thomas, 1901: 28. — *Cloeotis percivali* Thomas, 1901.

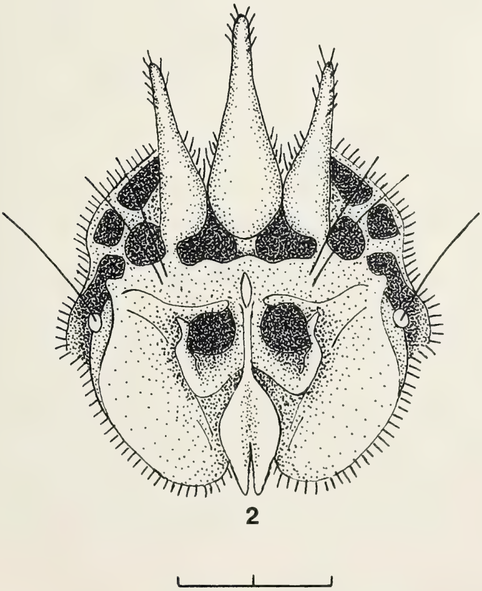
Muzzle broad, short and rather flat; noseleaf small, not covering muzzle, with two lateral supplementary leaflets. Anterior leaf narrow, not concealing lateral leaflets, its lateral margins indented at the level of the nostrils, its anterior margin rounded, with deep, narrow median anterior emargination; as in *Rhinonycteris* anterior part of leaf behind this emargination flexed upward to support and form part of a narrow, tongue-shaped longitudinal median horizontal process extending from the internarial septum over the anterior leaf. In plan view this process is narrow posteriorly, wide centrally and is forked anteriorly to form two small, narrow, parallel, sharply pointed projections lying over the median emargination of the anterior leaf, connected posteriorly by their supporting integument to the edges of the emargination. Nostrils deeply pocketed, with well-defined lateral lappets; intermediate leaf swollen laterally, with medianly a small but perfectly distinct projection that has a sharply pointed, vertically directed tip. Posterior leaf complex, tridentate, with basally a semicircle of six shallow cells surrounding the upper margin of the intermediate leaf, separated from each other by moderately fleshy septa, the outermost cells not enclosed basally, the central pair the largest, the three projections from the upper part of the leaf lying above them. Of these the central projection is the largest, lying above and an extension of the dividing septum between the central pair of cells, narrowly conical in outline; slightly smaller flanking projections of similar shape, closely adpressed to the central projection, lying above the outer two thirds of each of the central cells, their outer margins more or less on a line with the septa dividing the central cells from their lateral companions. Behind the outermost fully enclosed cell on each side a further pair of small cells forming the front face of a raised eminence behind and lateral to the outer projections. Anterior lateral supplementary leaflet extending slightly on to the lip, at the level of the nostrils joined to a wart bearing a long tactile hair, then with a further short posterior extension; second leaflet not extending anteriorly quite so far, also joined to the central wart thus sharing it with the anterior leaflet, then extending posteriorly to form a part of the posterior leaf just above the eye, united to the rear wall of the semicircle of cells at the base of the posterior leaf; intermediate leaf and lateral eminences of posterior leaf furnished with long tactile hairs.

Ear most unusual; short, the anterior and posterior margins arising close together, nearly symmetrical, the anterior margin smoothly curved, the tip barely perceptible, the posterior margin similarly smoothly curved to give the appearance of a collar-like rim; ear membrane thickened at antitragal lobe; thumb minute; calcar short, about one quarter length of uropatagial margin; terminal tail vertebra scarcely projecting from membrane.

Skull very small and delicate; braincase relatively large, lacking lambdoid crests; a very slight anterior sagittal ridge; postorbital region markedly constricted. Rostrum short, low, weak and narrow, lacking supraorbital ridges, the lateral swellings little inflated; canine bearing part of maxilla slightly prolonged anteriorly; anteorbital region unusual in absence of anterior opening of anteorbital foramen, usually a pore-like opening posteriorly in anterior zygomatic root. Zygomata slender and strongly convergent anteriorly, wider posteriorly, with well-developed posterior jugal projection above glenoid, confined to posterior third of zygoma, extending posteriorly almost to its posterior root; anterior margin of projection gently and smoothly curved upwards to an acutely pointed and backwardly directed tip, the posterior margin obtuse, nearly straight, at extreme rear of zygoma. Premaxillae normal, anterior palatal foramina unenclosed, premaxillae making a V-shaped junction with the maxillae; palate short, terminating posteriorly just in advance of rear of m^{2-2}; palation wide, U-shaped, with short, broad median spine; sphenoidal bridge narrow, not concealing lateral apertures; sphenoidal depression moderate, delimited laterally by well-defined divergent ridges extending from the base of the pterygoids to the antero-internal corners of the cochleae; sphenoidal apertures large; cochleae not expanded, in width about one and one half times their distance apart.

Dental formula i 1/2, c 1/1, pm 2/2, m 3/3 = 30, not i 1/2, c 1/1, pm 1/2, m 3/3 = 28 as implied by Miller (1907: 114). Upper incisor (i^2) bilobed, outer lobe slightly the larger; c^1 slender, narrow, with slight cingulum and small anterior basal cusp, stronger posterior cusp extending along about one third of the shaft; anterior upper premolar (pm^2) small, extruded, c^1 and second upper premolar (pm^4) in contact or nearly so; m^3 little reduced, with metacone and small fourth commissure, sometimes with fourth commissure nearly as long as third, terminating in a weak metastyle; i_{1-2} tricuspid, slightly imbricated; anterior lower premolar (pm_2) varying from about one third the crown area and one half the height of the second lower premolar (pm^4) to three quarters or more of its crown area and two thirds its height; m_3 not reduced, its posterior triangle slightly larger than the anterior triangle, with well-developed hypoconid and entoconid.

Humerus unusual among hipposiderids; trochiter a little smaller than trochin, projecting beyond ovate humeral head, separated from it by a moderate groove, the groove slightly deepened anteriorly to form a shallow supraglenoid fossa; ventral face of humeral head slightly hollowed; trochin strong, about level with head; no deltoid crest, the anterior face of humerus slightly flattened medially, a slightly raised area behind and below trochiter extending distally to edge of widened shaft; trochiter and trochin supported



2

Fig. 2. *Cloeotis percivali.* BM(NH) 56.550. Anterior view of noseleaf. Scale = 2 mm.

by narrow dorsal and ventral flanges along sides of flattened proximal part of shaft. Capitellum slightly displaced from line of shaft, its principal articular surface wide, lateral surface and trochlea about one quarter to one third its width; epitrochlea small, narrow, about one third width of total distal articular surfaces, with strong distal process not separated from the trochlear rim of which it forms a part.

The genus is easily distinguished by its short, cropped ears and by the peculiarities of its noseleaf and skull. Although superficially it recalls *Rhinonycteris* in the presence of a longitudinal process above the anterior leaf, the median projection of the intermediate leaf and the cellular construction of the base of the posterior leaf it differs sharply from this genus in numerous detailed aspects of its noseleaf and in a number of cranial and dental features. In the same way, the features of the noseleaf suggest *Triaenops* even more closely, but cranially the two genera are very distinct. *Cloeotis* also seems unusual in the structure of the proximal part of the humerus. The genus contains but one species, with a relatively restricted distribution in eastern and southern Africa.

Cloeotis percivali Thomas, 1901

The species was reviewed in considerable detail by Hayman (1960: 167) who examined most of the extant material. Two subspecies are recognised, separated chiefly by size and by a minor feature of the dentition: orange and grey colorations are found and as suggested by Hayman & Hill (1971: 31), colour does not appear to be a reliable subspecific character.

Cloeotis percivali percivali Thomas, 1901

Cloeotis percivali Thomas, 1901: 28. Takaunga, north of Mombasa, Kenya.

Slightly smaller; anterior lower premolar (pm_2) three quarters or more the crown area of the second lower premolar (pm_4) and more than one half its height. Measurements: length of forearm (2) 30.8–32.2; postorbital width (1) 1.6; c–m^3 (1) 4.0. The holotype (BM[NH] 1.5.1.11) evidently has been damaged or has deteriorated since Thomas (1901: 30) obtained a wider range of measurements from it. These are: greatest length of skull 13; basal length 9.5; zygomatic width 7; width above orbits 3.3; width of interorbital constriction 1.8; mastoid width 6.5; front of canine to back of m^3 3.8. The subspecies is so far limited to Kenya: a specimen reported as *C. p. percivali* from Zimbabwe by Harrison (1959: 228) was thought more likely to be *C. p. australis* by Hayman (1960: 168), in which it is included by Smithers & Wilson (1979: 59).

Cloeotis percivali australis Roberts, 1917

Cloeotis percivali australis Roberts, 1917: 264. Mooimeisjesfontein, Rustenburg, Transvaal, South Africa.

A little larger than *C. p. percivali;* anterior lower premolar (pm_2) one half or less the crown area of the second lower premolar (pm_4) and less than one half its height. Measurements: length of forearm (6) 32.5–34.5; greatest length of skull (5) 13.0–13.5; greatest length of skull to canine (5) 12.9–13.4; condylocanine length (5) 10.9–11.3; basal length (6) 9.8–10.3; width of rostrum above orbits (6) 3.2–3.4; postorbital width 1.6–1.8; zygomatic width (6) 7.1–7.6; width of braincase (6) 5.9–6.4; mastoid width (4) 6.9–7.2; c–m^3 (6) 4.1–4.3; c–m_3 (6) 4.2–4.4. The subspecies is distributed from Zaire (Katanga) to Mozambique, Zambia, Zimbabwe, Botswana, South Africa (Transvaal) and Swaziland.

Genus *Triaenops* Dobson, 1871

Triaenops Dobsòn, 1871: 455. — *Triaenops persicus* Dobson, 1871.

Muzzle broad and rather flat; noseleaf narrow, not completely covering muzzle; lateral supplementary leaflets none or two, when absent a thick, fleshy ridge. Lateral margins of anterior leaf slightly indented at level of nostrils, anterior margin deeply emarginated, the edges of the emargination flexed upwards and sometimes recurved through almost their entire length to support and form part of a broad, flattened, longitudinal horizontal process extending medianly from the front of the internarial septum over the central part of the anterior leaf. Nostrils deeply pocketed with prominent narial lappets; intermediate leaf slightly swollen laterally with prominent, sharply pointed median projecting process. Posterior leaf complex, strongly cellular, its upper part tridentate, the projections long, pointed and prominent. Ear moderate, with definite point, anterior margin convex, sometimes emarginate, posterior margin straight or slightly concave distally, convex proximally, slightly thickened at the antitragal lobe and with prominent, thickened internal antitragal fold; calcar variable; tip of tail scarcely protruding from membrane.

Skull with elongate, rather narrow braincase, with slight lambdoid crests; sagittal crest and supraorbital ridges present; rostrum elevated, as high or nearly as high as braincase, the narial compartments inflated, separated medianly; anteorbital foramen rounded, separated by a narrow bar; zygoma with prominent, high jugal eminence; canine bearing part of maxilla not elongated or prolonged anteriorly. Premaxillae unusually thickened, with distinct median longitudinal ridge along their junction, the ridge slightly higher posteriorly and anteriorly raised into a low, blunt, upwardly directed point; premaxillae making a V-shaped junction with the maxillae, with delicate lateral processes that do not enclose the anterior palatal foramina; palation U-shaped, level with front of m^{2-2}; sphenoidal bridge moderate, not obscuring lateral apertures; shallow sphenoidal depression; cochleae about three times as wide as their distance apart, or a little wider than this.

Dental formula i 1/2, c 1/1, pm 2/2, m 3/3 = 30. Upper incisor (i^2) bilobed, the outer lobe usually slightly the smaller; c^1 with slight external cingulum, a strong posterior secondary cusp extending along about one half the length of the shaft; anterior upper premolar (pm^2) small, extruded, c^1 and second upper premolar (pm^4) sometimes almost in contact; m^3 with metacone and trace of fourth commissure; i_1 bicuspid, slightly hollowed posteriorly, slightly smaller than i_2 which is tricuspid and a little thickened, the outer lobe the smallest, the central lobe by a little the largest; c_1 slender; anterior lower premolar (pm_2) ovate, squat, about two thirds the crown area but less than one half the height of the second lower premolar (pm_4); m_3 unreduced, its posterior triangle a little larger than its anterior triangle, with well developed hypoconid and entoconid.

Humerus with trochiter about as big or a little larger than trochin, extending considerably beyond humeral head, from which it is separated by a moderate to deep groove with anteriorly a moderate or deep supraglenoid fossa; trochin terminating level with humeral head, which is ovate and slanted, its ventral face hollowed. Deltoid crest displaced dorsally to lie behind trochiter, quite well developed to strong; ventral face of shaft with narrow flange beneath trochin. Capitellum only slightly displaced from line of shaft, its principal articular surface wide, lateral surface about one quarter width of principal surface; trochlea slightly wider than lateral surface; epitrochlea very small, about one third the width of the total articular surface, but with strong distal process, separated from the trochlear rim by a narrow space.

The genus *Triaenops* is distributed from Iran through Arabia to much of eastern Africa, extending as far south as Mozambique; although for the most part not reported further west than Uganda it has been recorded from Loudima, in the Republic of the Congo, and almost on the west coast of the continent. It occurs also on Madagascar and on Aldabra, Picard and Cosmoledo islands, but specimens from these locations are uncommon and the classification of the genus on Madagascar must remain uncertain. Contributors to the taxonomy of *Triaenops* include Tate (1941: 3), Dorst (1948: 15), who reviewed the genus in some detail, Harrison (1955: 900, 1963: 71, 1964: 105) and Aellen & Brosset (1968: 450). Currently, four species are recognised (Hayman & Hill, 1971: 30), one continental in distribution, the others confined to the Malagasy region. They are here reduced to two, albeit with some diffidence since it has not been possible to examine Madagascan material and to this extent the classification put forward must remain provisional.

There is a number of resemblances between *Triaenops, Rhinonycteris* and *Cloeotis.* In some ways *Triaenops* appears to link the other genera, or it may share features either with one or with the other, while in some respects it is independent. All have a median longitudinal horizontal process lying over the anterior leaf: in *Rhinonycteris* it is more or less the shape of an hour glass, in *Cloeotis* cuneiform, forked anteriorly into two projections. In one species of *Triaenops* the process is similar to that of *Rhinonycteris,* in the other to that of *Cloeotis.* The posterior leaf in *Triaenops* is tridentate as in *Cloeotis* but the arrangement of its cells with a large median cell flanked laterally by smaller cells resembles *Rhinonycteris* rather than *Cloeotis* which has a band of cells encircling the upper part of the intermediate leaf. Only in *Triaenops* does there appear any structure for closing the opening of the large median cell, and then in one only of the two species. As in *Rhinonycteris* the anterior lateral secondary leaflet is represented in one of the species of *Triaenops* by a thickened fleshy ridge; in the other species of *Triaenops* there is a secondary leaflet partially encircling the muzzle, with a small second leaflet, a development in some respects further than that found in *Cloeotis.* The ears of *Triaenops,* although short, are less so than in *Cloeotis* and are pointed as are the longer ears of *Rhinonycteris,* yet in one species of *Triaenops* are developed further with an emargination in the anterior margin. Cranially, *Triaenops* differs from either of the related genera in its raised and inflated rostrum and relatively much larger cochleae, but resembles *Rhinonycteris* in the structure of the anteoribital region, the architecture of the jugal prominence of the zygoma and in its curiously thickened premaxillae. On the balance of characters, therefore, *Triaenops* apparently stands a little closer to the Australian *Rhinonycteris* than to the aberrant African genus *Cloeotis.*

The two species here recognised may be keyed:

Noseleaf with thickened supplementary ridge; median anterior process forked anteriorly; outer margins of lateral projections of posterior leaf basally smoothly convex; anterior margin of ear evenly rounded; rostrum with lateral profile of nares nearly vertical .... *T. furculus*

Noseleaf with two lateral supplementary leaflets; anterior margin of median anterior process linear or slightly concave; outer margins of lateral projections of posterior leaf basally emarginated; anterior margin of ear with central step-like emargination; rostrum with lateral profile of nares sloping posteriorly .... *T. persicus*

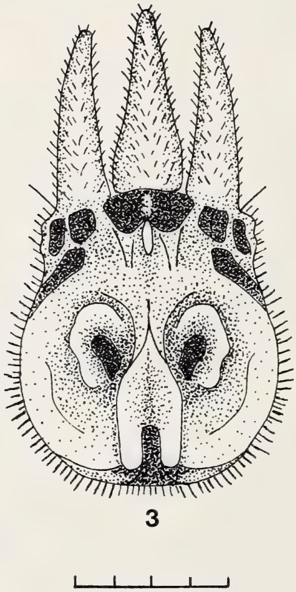
Triaenops furculus **Trouessart, 1906**

Triaenops furcula Trouessart, 1906: 446. Grotto of Sarondrana, near Tulear, (St. Augustin Bay), west coast of Madagascar.

(?) *Triaenops aurita* Grandidier, 1912: 8, text-fig. Near Diego-Saurez, extreme northern Madagascar.

(?) *Triaenops furinea* Tate, 1941: 3. (?) Lapsus.

Noseleaf lacking lateral supplementary leaflets, instead surmounting a thick, fleshy ridge extending from the base ot the posterior leaf completely beneath the margin of the anterior leaf, with anteriorly a double fold or involution medianly; median longitudinal process above anterior leaf narrow posteriorly at base of internarial septum, widening quite abruptly, bifurcated over median emargination of anterior leaf to form two rather broad, pointed, anteriorly directed projections, these supported beneath for almost their entire length by the upturned margins of the emargination which form a part of the inner edges of the processes; posteriorly the process is raised laterally to give a gutter-like appearance. Median process of intermediate leaf laterally flattened, slightly upwardly directed; posterior leaf a complex of eleven cells or pits, five immediately surrounding the back of the intermediate leaf, their dividing septa thin, the outermost pair unenclosed basally, the median cell very large, almost as wide as the intermediate leaf, partially divided centrally by a low, incomplete septum. Median posterior projection large, acutely conical, its lateral margins slightly convex, its base one half as wide as the median cell, directly above the incomplete median septum; lateral projections slightly smaller, closely adpressed to the central projection, their outer margins convex to base, not basally emarginated, the septa dividing the median cell from its companions inserted at the base of the lateral projections, the outer margin of the projection extending ventrally to form the outermost wall of each companion cell; taken together the



3

Fig. 3. *Triaenops furculus.* BM(NH) 78.185. Anterior view of noseleaf. Scale = 4 mm.

three projections extending across almost the entire width of the posterior leaf. A further pair of enclosed cells behind the lateral pair of cells on each side, the outermost visible anteriorly, the smaller inner cells lying behind the outer half of the base of each of the lateral projections, not visible frontally, their rear walls each supporting two fleshy eminences; beneath these, in front of the eye, an unenclosed, pit-like cell on each side.

Ear large, reaching to tip of muzzle when laid forward, its anterior margin smoothly convex, posterior margin straight distally, then convex; calcar a cartilaginous thickening, occupying about one quarter of the uropatagial margin.

Skull with sagittal crest commencing posteriorly over parietal suture, extending anteriorly over postorbital region just to rear of rostrum; posterior narial compartments much inflated, elevated, larger than anterior compartments which are rather small; very slight median rostral depression; anterior part of rostrum raised, its anterior profile nearly vertical; upper margin of narial opening lacking any broad, median spike; zygoma not thickened anteriorly, the zygomatic eminence extending over almost its entire length, its anterior margin slightly concave, its tip rounded and the posterior margin straight, the eminence about as high as a point level with the upper edge of the anteorbital foramen; i_1 bicuspid, not tricuspid as stated by Trouessart (1906: 447).

The species is known from Madagascar and from the islands of Aldabra, Picard and Cosmoledo, western Indian Ocean. There is little doubt that as Dorst (1947a: 308) suggested, it is the less specialised of *Triaenops,* certainly in the features of its nasal foliations. Although cranially rather characteristically of this genus, its noseleaf is less complex than in its congener, lacking any definite lateral supplementary leaflets but instead with a subsidiary fleshy ridge, with a less complex arrangement of fewer cells in the posterior leaf, and with the 'trident' wider, its individual projections perhaps less modified. The ears, too, seem less differentiated, lacking any step-like emargination in the anterior border. At the same time, however, the anterior horizontal process over the anterior leaf is modified with two small, parallel anterior projections, much as in *Cloeotis.* Apart from the features of the noseleaf it differs quite sharply from *T. persicus* in the structure of the rostrum, with its large, inflated posterior narial compartments and elevated anterior part: in *persicus* the posterior compartments, although inflated, are small, and the front of the rostrum is lower, in profile sloping down to the canines and not angular and nearly vertical as in *furculus.*

Triaenops aurita Grandidier, 1912. The description and illustration of *Triaenops aurita* suggest that it may be a synonym of *T. furcula,* as indeed it is generally listed. In particular Grandidier's emphasis on large ears indicates this species, but Dr. R. L. Peterson of the Royal Ontario Museum has suggested (pers. comm.) that *aurita* may be distinct. The holotype is apparently in poor condition.

Triaenops furinea Tate, 1941. This name derives from Tate (1941: 3) who lists „*Triaenops furinea* Trouessart" from „Aldabra Islands", without further description. Trouessart seems never to have described a species of this name (Aellen & Brosset, 1968: 450, footnote; Hill, 1971: 575) which may result from a mis-reading of *furcula.* Certainly a specimen from Aldabra was sent to Trouessart, who compared it with the holotype of *furcula* and confirmed its identification as that species (Fryer, 1911: 417).

Triaenops persicus Dobson, 1871

Noseleaf with two lateral supplementary leaflets; edges of deep anterior emargination of anterior leaf flexed upwards and recurved to form an open sub-tubular structure beneath, supporting and part of the longitudinal horizontal process over the anterior leaf; this process more or less the shape of an hour glass, wide, rounded and occasionally distinctly bilobate posteriorly, then narrowed, its lateral margins cancave for much of their length, the deepest part of the concavity a little towards the front of the process which widens abruptly into a short, broad anterior expansion, with its postero-lateral edges convexly rounded and usually slightly thickened, its anterior edge almost straight or slightly concave; posteriorly the edges of the process are slightly raised to give it at the back a gutter-like appearance. Intermediate leaf with prominent, lanceolate, sharply pointed median process, triangular in frontal outline, with strong median ridge extending to its tip.

Posterior leaf a complex of thirteen cells with medianly a deep central cell immediately behind the projecting process of the intermediate leaf, the opening of this cell closed by a fleshy prolongation of its lower edge directly posterior to the base of the projection and attached to the rear of its base by a low connective band; median cell separated from its companions by thick, fleshy septa: flanking this cell on each side a band of three deep cells separated by moderate septa, the lowermost open at the base, the second cell level with the central cell in the leaf, and the uppermost flanking the projections from the upper part of the leaf, its dorsal edge a base for two fleshy, wart-like elevations to the side of the lateral projections of the posterior leaf. Behind the lowermost pair of these cells two further enclosed cells on each side, the lower the larger, formed by the bifurcation of the anterior supplementary leaflet, behind this lower cell a further smaller cell, just in front of the eye. Central projection from the upper part of the posterior leaf the largest, proximally cylindrical, distally tapered to a point, its base forming the roof of the median central cell; lateral projections closely adpressed to central projection, smaller, their outer margins convex, basally with a strong concavity or emargination to provide a narrow insertion, the base of each lateral projec-

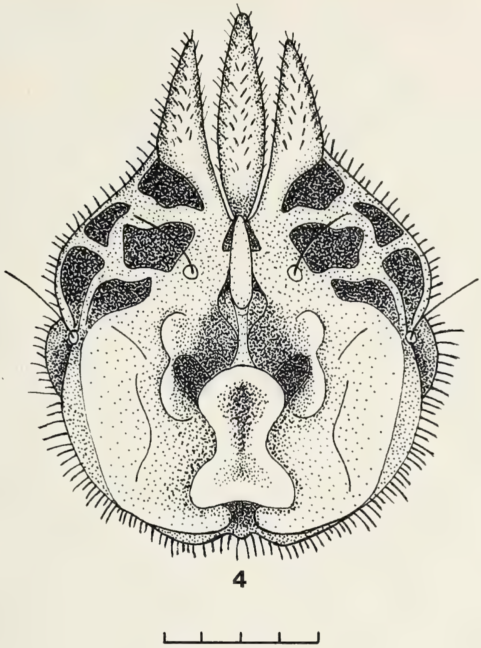


Fig. 4. *Triaenops persicus.* BM(NH) 72.4372. Anterior view of noseleaf. Scale = 4 mm.

tion a prolongation of the fleshy septum dividing the central cell from its lateral companions; taken together the total width of the three projections about one half the width of the posterior leaf.

Anterior lateral supplementary leaflet extending completely beneath anterior leaf, slightly emarginated medianly and with a downward median fold immediately under the sub-tubular structure beneath the horizontal median process of the anterior leaf; deeply and rather broadly emarginated anterolaterally, again emarginated at about the level of the nostrils to join a small wart, from this protuberance bifurcated posteriorly, the foremost prolongation the rear wall of the unenclosed cell at the base of the posterior leaf, the hindmost prolongation the rear wall of the small cell immediately behind it; second supplementary leaflet small, lappet-like, behind and slightly below bifurcation of anterior supplementary leaflet.

Ear short, broad, not reaching to tip of muzzle when laid forward, with definite point; anterior margin convex, with prominent step-like emargination a little more than halfway along its length, rising to relatively narrow, rather acute point, posterior margin slightly concave behind tip, then smoothly and fully convex; a small bony process originating from the proximal extremity of the second phalanx of the fourth digit, enclosed in the wing membrane, directed outwards, obtusely pointed; calcar extending along a little less than half of the uropatagial margin.

Skull with well developed sagittal crest extending from occiput just to supraorbital region where it merges into very slight supraorbital ridges; rostrum elevated posteriorly, the posterior narial compartments inflated but small, anterior narial compartments much larger; a shallow median rostral trough, posteriorly slightly deepened to form a shallow depression; lateral rostral profile sloping to canine; upper margin of narial opening with a short, broad, anteriorly directed median spike; zygoma widened anteriorly, zygomatic eminence large, well developed and rounded, its anterior edge smoothly convex, its posterior edge more abruptly so, inserted almost at squamosal, the eminence about as high as upper insertion of anteorbital bar.

The species is distributed from eastern Iran, Oman and Aden through eastern Africa to Zimbabwe, Mozambique and Madagascar: it has been found in the Republic of the Congo, but a present there is a wide geographical hiatus in its distribution in central Africa, there being no other reports west of Uganda. Currently three subspecies are recognised, separated by small differences in coloration and size. These have been increased to four in the present study by the suggested addition of the Madagascan form *rufus,* with its compatriot *humbloti* as a possible synoym, these having been listed as distinct species by Hayman & Hill (1971: 30), *humbloti* admittedly with some reservation. Like many other hipposiderids, the species is encountered in two distinct colorations, in this case one more or less pale greyish brown dorsally with buffy underparts, the other brighter with the back and sometimes browner underside tinged with red or orange.

Triaenops persicus persicus Dobson, 1871

Triaenops persicus Dobson, 1871: 455, pl. 18. Shiraz, Fars Province, Iran.
Triaenops persicus macdonaldi Harrison, 1955: 900. Al Ain, Buraimi Oasis, Oman.

The only specimens (one a 'cotype') of *T. p. persicus* available in the British Museum (Natural History) have been in alcohol for many years and are therefore of little value for colour comparison. However, Dobson (1871: 457) says "On the upper surface the fur is very pale buff, almost white, with light sepia tips, darkest on the back of the neck, along the anterior margin of the scapulae, and between the shoulders; towards the root of the tail of a yellowish tinge throughout; beneath; wholly very pale buff or dirty yellowish white ...". Detailed accounts of colour and colour variation in this subspecies have also been provided by DeBlase (1978: 111, 1980: 130), who found that the palest individuals of a series of specimens matched the description by Dobson, being similarly slightly darker in the shoulder and head regions,

Table 1. Measurements of *Triaenops*

	Number of specimens	Length of forearm	Number of specimens	Condylocanine length	Number of specimens	$c-m^3$
T. furculus	3	43.0–45.1	1	15.0	3	6.2–6.4
T. persicus persicus						
Iran	2	51.3–51.9	2	16.0–17.3	2	6.6–7.0
Oman *(macdonaldi)*	15	45.9–52.0	15	15.5–16.9	15	6.9–7.3
T. persicus afer						
Aden	5	52.9–54.9	4	16.9–17.8	4	7.1–7.3
Somalia	6	50.4–54.3	5	15.4–17.4	6	6.2–7.3
Ethiopia	19	50.8–55.8	1	15.8	1	6.2
Kenya	4	52.0–55.2	1	16.9	2	6.8–6.9
Tanzania	25	51.7–56.1				
Zanzibar	2	50.4–52.7	2	15.4–15.5	2	6.2–6.3
T. persicus majusculus						
Uganda	14	53.1–57.7				
Republic of the Congo *	9	53.4–60.1	4	16.4–17.8	7	6.6–7.5
T. persicus (?) *rufus*						
Madagascar * *	6	51–55				
Madagascar *(humbloti)* * *	6	50–54				

* From Aellen & Brosset (1968: 452). The large specimen with forearm 60.1 seems exceptional: the mean of the series is 55 (loc. cit., p. 451) and without this example the range is 53.4–57.5.

** From Dorst (1948: 21)

but lacking the yellowish tinge towards the root of the tail. The series also included specimens with darker, browner dorsal pelage, the ventral surface sometimes with a slightly reddish tinge, one such darker example with pale buff underparts closely resembling the holotype of the allegedly darker subspecies *T. p. macdonaldi,* a final specimen having a strong reddish tinge in the pelage, especially ventrally. It should be noted that among measurements given by DeBlase (1978: 115, tab. 14, 1980: 389, 390) the values for the breadth of the braincase (BB) in BM (NH) 76.3.10.3 and BM(NH) 97.11.10.1 refer in fact to the mastoid width (or mastoid breadth, MB). The correct values for the breadth or width of the braincase in these specimens are 7.3 and 7.9 respectively.

Triaenops persicus macdonaldi Harrison, 1955. This subspecies was separated from *T. p. persicus* on the basis of darker colour and possibly smaller cranial size when compared with the two Iranian examples in the British Museum (Natural History) and with Dobson's original description. The majority of the original series is light greyish brown dorsally, the ventral surface olive brown to cream buff; one example is dorsally light brown, with darker, ochraceous buff face, crown and throat, its ventral surface otherwise cream buff, slightly orange. Further examples from Oman in the Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, Kent, England agree closely with the original material. DeBlase (1978: 116, 1980: 131) has concluded from an examination of a series of Iranian specimens of *T. p. persicus* and of the holotype of *macdonaldi* (now BM(NH) 67.1227) that the subspecies cannot be maintained either on colour or on size.

Colour is clearly variable and may well be unreliable as a diagnostic character, while measurements given by DeBlase (1978: 114, 1980: 131) for the skull of the holotype of *macdonaldi* fall within the range that he gives (1978: 115, tab. 14, 1980: 389, 390) for *T. p. persicus* from Iran, although his breadth of the braincase (BB) for this skull clearly refers to its mastoid width (= mastoid breadth, MB), the breadth or width of its braincase in fact being 7.5. Further examination confirms DeBlase's remaining measurements, which considerably exceed corresponding values given by Harrison (1955: 903, 1964: 104) for this specimen and indeed those provided by this author for the original series of *macdonaldi.* However, the measurements of the original material by Harrison (loc. cit.) are consistently low when compared with recent measurements of the same specimens. For example, the condylobasal length is given as 16.2.–17.2 but more correctly is 16.5–17.6, the zygomatic width as 8.0–8.7 but is instead 8.3–8.9, and the length of the maxillary toothrow (c–m^3) appears as 6.3–6.6 rather than 6.6–7.0. In fact, these and other examples obtained more recently in Oman agree closely in cranial size with those of *T. p. persicus* from Iran reported by DeBlase (loc. cit.). A small individual recorded from Ibri by Atallah & Harrison (1967: 313) is the smallest of the series: the Harrison Zoological Museum includes a second, much larger specimen from the same location.

The subspecies is known in Iran from Nikshahr in the Sistan and Baluchistan Province (DeBlase, 1980: 129), from Shiraz in Fars Province and from Bushehr (= Bushire) and Ahram (Lay, 1967: 139) in Bushehr Province. As *macdonaldi* it has been reported in Oman from Al Ain and Ibri, from Uhi and Sohar (Harrison, 1972: 627), and there are further specimens in the Harrison Zoological Museum from Hazm Fort, near Rostaq.

***Triaenops persicus afer* Peters, 1877**

Triaenops afer Peters, 1877: 913, fig. 2. Mombasa, Kenya.

Darker than *T. p. persicus,* some examples dorsally brownish with little or no grey and ventrally greyish buff, others more reddish brown dorsally, the ventral surface similar in colour but slightly paler.

This form was long considered specifically distinct from *T. persicus,* Dorst (1948: 18, 20) for example using as a diagnostic character the structure of the median projection of the intermediate leaf which he believed divided at its tip into two points in *afer* but to have only a single point in *persicus.* However, this feature is variable (Aellen & Brosset, 1968: 450) and Harrison (1964: 105) was unable to find any characters of specific value between the two, referring specimens from Aden to *T. persicus afer.*

The subspecies is distributed from Aden through Somalia, Ethiopia, Kenya and Tanzania to Zimbabwe (Smithers & Lobão Tello, 1976: 74, Smithers & Wilson, 1979: 60) and Mozambique. Hayman & Hill (1971: 30) queried its occurrence on Zanzibar but the collections of the British Museum (Natural History) include specimens from that island.

***Triaenops persicus majusculus* Aellen & Brosset, 1968**

Triaenops persicus majusculus Aellen & Brosset, 1968: 450. Doumboula Grotto, Loudima, Republic of the Congo.

This subspecies is very similar to *T. p. afer* but is very slightly larger. It has been known hitherto only from the type locality but Ugandan specimens also appear referable to it: a series (BM(NH) 65.138–151) from a locality 7 miles S of Moyo, West Madi County, West Nile District is intermediate in size between *T. p. afer* and *T. p. majusculus* but tends towards the latter.

***Triaenops persicus* (?) *rufus* Milne Edwards, 1881**

Triaenops rufus Milne Edwards, 1881: 1035. East coast of Madagascar.
(?)*Triaenops humbloti* Milne Edwards, 1881: 1035. East coast of Madagascar.

No specimens referable either to *rufus* or to *humbloti* have been examined. However, the type material of both is in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris and has been described and commented upon by Dorst (1947a: 309, 1948: 20, 21). According to this author (1948: 21), the narial foliations of *rufus* are much as in *T. p. afer* but the median projection of the intermediate leaf has a single point, an unreliable character (vide supra), and the median longitudinal projection over the anterior leaf is shorter, with smooth, less abrupt emarginations in its lateral edges, situated at the centre of the edge rather than at the rear of its anterior third (loc. cit., p. 16, fig. 1). However, the emarginations in the lateral edges of the process in some specimens of *T. p. afer* are more centrally than anteriorly placed and moreover the posterior margin of the process is also variable, being quite definitely a little bilobed in some examples, or smoothly rounded in others. It is clear from the illustrations of the head and noseleaf of the holotype of *rufus* by Dorst (1948: 20, fig. 3) and of the longitudinal process (loc. cit., p. 16, fig. 1 b), together with the earlier drawings of the head and leaf by the same author (1947 b: 84, fig. 6) and posterior leaf (loc. cit., p. 85, fig. 7) that *rufus* is very near to *T. persicus* in the structure of its narial foliations, and it is considered here as a provisional subspecies of this widespread mainland species. It has been reported only from Madagascar.

Triaenops humbloti Milne Edwards, 1881. There seems every possibility that *humbloti* has been applied to paler examples of the species, *rufus* to more reddish specimens, these differing from each other chiefly in colour (Dorst, 1947a: 309, 1948: 20, 21), *humbloti* having greyish beige pelage both dorsally and ventrally, *rufus* reddish yellow on the back, paler benath.

Summary

The major taxonomic features of three hipposiderid genera, *Rhinonycteris, Cloeotis* and *Triaenops* are described and discussed. Where appropriate, species and subspecies are diagnosed and defined, with an indication of geographic variation.

Zusammenfasssung

Die wichtigsten taxonomischen Merkmale dreier hipposiderider Gattungen, *Rhinonycteris, Cloeotis* und *Triaenops,* werden beschrieben und diskutiert. Wo möglich, werden Arten und Unterarten diagnostiziert und definiert und Hinweise auf geographische Variation gegeben.

Literature

Aellen, V., & A. Brosset (1968): Chiroptères du sud du Congo (Brazzaville). — Rev. suisse Zool. 75: 435–458, 1 pl., 2 figs.

Aitken, P. (1975): Two new bat records from South Australia with a field key and checklist to the bats of the State. — S. Aust. Nat. 50, (1): 9–15.

Atallah, S. I., & D. L. Harrison (1967): New records of rodents, bats and insectivores from the Arabian Peninsula. — J. Zool. Lond. 153: 311–319, 9 tabs.

DeBlase, A. F. (1978): The bats of Iran. — i–xi, 1–239 pp., 41 figs.; University Microfilms, Ann Arbor, Michigan.

— (1980): The bats of Iran: systematics, distribution, ecology. — Fieldiana Zool. N. S. No. 4 (Pub. 1307): i–xvii, 1–424, 180 figs.

Dobson, G. E. (1871): On a new genus and species of Rhinolophidae, with description of a new species of *Vesperus,* and notes on some other species of insectivorous bats from Persia. — J. Asiat. Soc. Beng. 40, (2): 455–461, 1 pl.

— (1878): Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. — i–xlii, 1–567 pp., 30 pls.; Trustees of British Museum, London.

Dorst, J. (1947 a): Les chauve-souris de la faune malgache. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, (2), 19: 306–313.

— (1947 b): Essai d'une clef de determination des chauve-souris malgaches. — Mém. Inst. scient. Madagascar, (a), 1: 81–88, 11 figs.

— (1948): Les chiroptères de genre *Triaenops* Dobson (Hipposideridae). — Mammalia 12: 15–21, 3 figs.

Fryer, J. C. F. (1914): Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean 1905 under the leadership of Mr. J. Stanley Gardiner, M. A. Vol. III, No. XIX — The structure and formation of Aldabra and neighbouring islands with notes on their flora and fauna. — Trans. Linn. Soc. Lond. (Zool.), (2), 14: 397–442.

Grandidier, G. (1912): Une nouvelle chauve-souris de Madagascar, le *Triaenops aurita* G. G. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, No. 18: 8–9, 1 fig.

Gray, J. E. (1845): Description of some new Australian animals. — In: Eyre, E. J.: Journals of expeditions of discovery into Central Australia and overland from Adelaide to King George's Sound, in the years 1840–41. — i–xviii, 1–448 pp., ill.; T. & W. Boone, London.

— (1847): Characters of six new genera of bats not hitherto distinguished. — Proc. zool. Soc. Lond. 1847: 14–16.

— (1866): A revision of the genera of Rhinolophidae, or horseshoe bats. — Proc. zool. Soc. Lond. 1866: 81–83.

Harrison, D. L. (1955): On a collection of mammals from Oman, Arabia, with the description of two new bats. — Ann. Mag. nat. Hist. (12), 8: 897–910, 2 pls., map.

— (1959): Report on the bats (Chiroptera) in the collection of the National Museum of Southern Rhodesia, Bulawayo. — Occ. Pap. natn. Mus. Sth. Rhod. No. 23 B: 217–231, 1 pl., 3 figs.

— (1963): On the occurrence of the leaf-nosed bat *Triaenops afer* Peters, 1877, in Mozambique. — Durban Mus. Novit. 7: 71–72, 2 tabs.

— (1964): The mammals of Arabia. I. Introduction, Insectivora, Chiroptera, Primates. — i–xx, 1–192 pp., ill., map; Ernest Benn, London.

Hayman, R. W. (1960): A note on the bat *Cloeotis percivali* Thomas. — Rev. Zool. Bot. afr. 61: 167–172, 1 fig.

— & J. E. Hill (1971): Chiroptera. — In: Meester, J., & H. W. Setzer : The Mammals of Africa. An identification manual. Part 2, pp. 1–73; Smithsonian Institution Press, City of Washington.

Hill, J. E. (1971): The bats of Aldabra Atoll, western Indian Ocean. — Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, 260: 573–576.

Johnson, D. H. (1964): Mammals of the Arnhem Land Expedition. — Records of the American-Australian Scientific Expedition to Arnhem Land. 6., 4: 427–515, 16 pls., 22 tabs., map.

Lay, D. M. (1967): A study of the mammals of Iran resulting from the Street Expedition of 1962–63. — Fieldiana Zool. 54: 1–282, 32 figs., 2 tabs.

Milne Edwards, A. (1881): Observations sur quelques animaux de Madagascar. — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, (1880), 91: 1034–1038.

Parker, S. A. (1973): An annotated checklist of the native land mammals of the Northern Territory. — Rec. S. Aust. Mus. 16, (11): 1–57, 37 maps.

Peters, W. (1877): Mittheilung über eine kleine Sammlung von Säugethieren, welche der Reisende Hr. J. M. Hildebrandt aus Mombaca in Ostafrica eingesandt hat. — Mber. K. preuss. Akad. Wiss. (1876): 912–914, 2 figs.

— (1906): Chiroptera of Berlin Museum. Plates; Berlin.

Ride, W. D. L. (1970): A Guide to the native mammals of Australia. — i–xiv, 1–249 pp., 62 ill.; Oxford University Press, Melbourne, London, Wellington & New York.

Roberts, A. (1917): Fourth supplementary list of mammals in the collection of the Transvaal Museum. — Ann. Transv. Mus. 5: 263–278.

Smithers, R. H. N., & J. L. P. Lobão Tello (1976): Check List and Atlas of the mammals of Mocambique. — Mus. mem. natn. Mus. Monumen. Rhod. No. 8: i–viii, 1–184, 15 pls., maps.
— & V. J. Wilson (1979): Check List and Atlas of the mammals of Zimbabwe Rhodesia. — Mus. mem. natn. Mus. Monumen. Rhod. No. 9: i–vi, 1–193, maps.
Tate, G. H. H. (1941): Results of the Archbold Expeditions. No. 36. Remarks on some Old World leaf-nosed bats. — Am. Mus. Novit. No. 1140: 1–11.
Thomas, O. (1901): Some new African bats (including one from the Azores) and a new galago. — Ann. Mag. nat. Hist. (7), 8: 27–34.
Trouessart, E.-L. (1906): Description de mammifères d'Afrique et de Madagascar. — Bull. Mus. Hist. nat. Paris, No. 7: 443–447.
Wood Jones, F. (1923–1925): The mammals of South Australia. — 1–458 pp., 311 figs.; British Science Guild (South Australian Branch), Adelaide.

Address of author: Mr. J. E. Hill, Department of Zoology, British Museum (Natural History), Cromwell Road, London SW7 5BD, United Kingdom.

Observations on some rare Arabian *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) with special reference to the external male genitalia

by

DAVID L. HARRISON

Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, Kent

Pipistrellus arabicus Harrison, 1979, Arabian Pipistrelle

Material:

HZM 4.10060 ♂ Wadi Sahtan, Oman 23°22'N 57°18'E 12. IV. 1979 M.D. Gallagher
HZM 5.11625 ♂ Wadi Fidah, near Dank and Ibri, Oman 23°30'N 56°31'E 6. IV. 1981 M. D. Gallagher

Major Gallagher recently obtained the two further specimens of this recently discovered little Arabian Pipistrelle listed above, which are now located in the Harrison Zoological Museum. They agree with the holotype and referred specimen previously known in all essential features (Harrison, 1979). The example from Wadi Fidah is of special interest since it extends the known range of the species to the interior of Oman and tends to support the view that it is a relict species inhabiting the Jebal Akhdar Range.

It is clear from the original description that the species stands, in respect of it's dental characters, in an intermediate position between *Pipistrellus bodenheimeri* Harrison, 1960 and *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774. This new material provides an opportunity to study the male external genitalia and describe the baculum in comparison with those of the other two species. The external and cranial measurements of the two new specimens are given below.

Measurements: (HZM 4.10060 and 5.11625 in each case, in mm.)

Total length 66, 69; forearm 29.0, 29.2; foot (S.U) 5.6, 5.8; tail 34, 34; ear 9.8, 8.3; tragus 4.1, 4.4. Cranial measurements: greatest length 11.4, 11.7; condylobasal length 10.7, 10.9; zygomatic width 6.8, —; breadth of the braincase 5.6, 5.8; postorbital constriction 2.9, 3.1; maxillary cheekteeth c–m^3 3.7, 3.9; mandibular cheekteeth c–m_3 4.1, 4.2; mandible 7.8, 7.8.

This is one of the smallest Arabian bats, fully as small as *P. bodenheimeri,* and distinguishable from all other Arabian *Pipistrellus* and indeed all other members of the genus by its relatively enlarged thumbs (measuring about 4.8 mm including the claw).

Genitalia

The penis measures 4.3 mm in a spirit specimen and is sharply angulated near the base of the shaft, differing in that respect from both *P. pipistrellus* and *P. bodenheimeri* (See Fig. 1). The glans penis is not noticeably expanded, as it is in *P. pipistrellus* and the urethral orifice extends as a simple vertical slit just on to the dorsal aspect of the glans. It differs in this respect also from *P. pipistrellus* in which the urethral orifice is V-shaped, with a surrounding area of smooth mucosa extending as a lanceolate median band, across the whole dorsal aspect of the glans. In *P. arabicus* the glans is furnished with numerous long fine hairs, while in *P. pipistrellus* the hairs on the glans are shorter and more bristly. The penis of *P. bodenheimeri,* also described here for the first time, is much smaller than that of *P. arabicus* and lacks the pronounced angular bend at the base of the shaft. The glans is rather similar to that of *P. arabicus,* furnished with long fine hairs and the urethral orifice

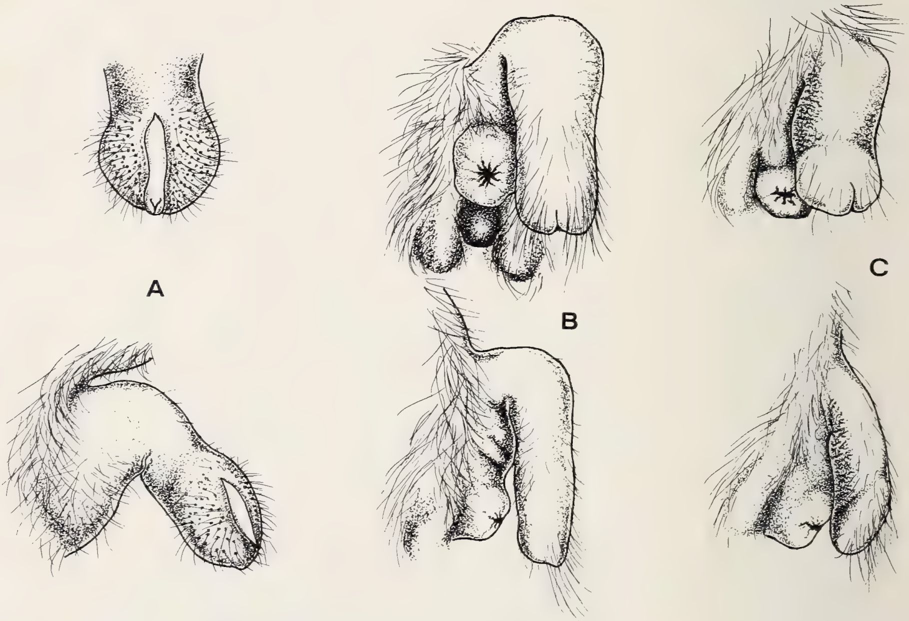


Fig. 1: Male external genitalia of *Pipistrellus.* Dorsal views of the penis above, lateral below. Scale (applicable to all) = 1 mm. — A, *Pipistrellus pipistrellus,* HZM 127.11665, Upsall, near Thirsk, N. Yorkshire, 17. VIII. 1981, collected by D.L. Harrison. — B, *Pipistrellus arabicus,* HZM 1.8274, Rostaq, Oman, 25. IX. 1975, collected by M. St.C. Baddeley. — C, *Pipistrellus bodenheimeri,* HZM 5.8279, Ein Gedi, Israel, 8. XII. 1975, received from D. Makin. — Stereomicroscope drawings by D.L. Harrison.

with a simple vertical slit extending to the dorsal glans. In *P. arabicus* the scrotal swellings, situated behind the anal orifice, are pigmented with melanin and with a deep retro-anal pocket situated between them and the anal papilla. These features are shown in Fig. 1 from which it is clear that all three species exhibit distinctive features in their external male genitalia.

Baculum (Os penis)

The bacula of the three species have been prepared from dried specimens by immersion in 5 % Potassium hydroxide, staining with Alizarin Red and subsequent micro-dissection. Stereomicroscope drawings were then made from the prepared specimens (See Fig. 2) using a Wild Heerbrugg Stereomicroscope.

The baculum of *P. arabicus* is the largest of the three species studied and differs in a number of striking characteristics. The distal end is broadly expanded and trifid, the shaft robust with a slight curvature, convex above, the base with a shallow median indentation. By contrast the baculum of *P. pipistrellus* has a small bifid point and very slender shaft, more strongly curved, convex above and the base with a deep median indentation. This British specimen agrees closely with the description and figures of Hungarian *P. pipistrellus* bacula given by Topal (1958). The baculum of *P. bodenheimeri,* of which the base unfortunately fractured during preparation, is nevertheless quite different from both the other species. It is short and broad, with an expanded distal end, the single terminal point directed somewhat

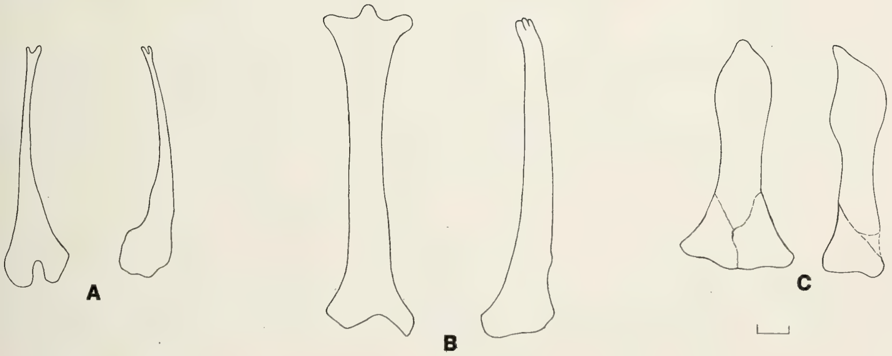


Fig. 2: Bacula (Os penis) of *Pipistrellus.* Dorsal view on left, lateral on right. Scale (applicable to all) = 0.25 mm. — A, *Pipistrellus pipistrellus,* HZM 117.8650, Aylsford, Kent, 11. II. 1977, collected by Mrs Brentnall. — B, *Pipistrellus arabicus,* HZM 4.10060, Wadi Sahtan, Oman, 12. IV. 1979, collected by M.D. Gallagher. — C, *Pipistrellus bodenheimeri,* HZM 3.3786, Jazirat al Abid, Aden, South Yemen, 13. XI. 1963, collected by D.L. Harrison (base of baculum fractured during preparation). — Stereomicroscope outline drawings by D.L. Harrison.

ventrally. The base is broad and probably with little median indentation. These features are shown in Fig. 2.

The degree of morphological difference displayed by the external genitalia and more particularly the bacula of these three species of *Pipistrellus* is indeed surprising. It certainly suggests the great antiquity of *Pipistrellus* as a genus. It seems likely that a more general systematic review of the genitalia in this complicated genus, now being undertaken by the author, may help to resolve some taxonomic difficulties as well as define subgeneric groupings and intergeneric relationships.

Acknowledgments

The author is much indebted to Major M.D. Gallagher, who obtained the new specimens of *P. arabicus* described above and to those who kindly obtained for the Museum the comparative material employed for this study, namely M.St.C. Baddeley, D.Makin and Mrs Brentnall.

Summary

Further material of the recently described and little-known *Pipistrellus arabicus* from Oman is here recorded. The external male genitalia and baculum are described and compared with those of *P. pipistrellus* and *P. bodenheimeri,* the latter also described in detail for the first time. Marked morphological differences are revealed.

Zusammenfassung

Weiteres Material der kürzlich beschriebenen und wenig bekannten *Pipistrellus arabicus* aus Oman wird mitgeteilt. Das äußere männliche Genitale und Baculum wird beschrieben und mit dem von *P. pipistrellus* und *P. bodenheimeri* verglichen, wobei letztere Art erstmals im Detail beschrieben wird. Zwischen allen drei Arten bestehen markante morphologische Unterschiede.

References

Harrison, D.L. (1960): A new species of Pipistrelle Bat (Chiroptera: *Pipistrellus*) from South Israel. — Durban Mus. Novit. 5 (19): 261–267.
— (1979): A new species of Pipistrelle Bat (*Pipistrellus:* Vespertilionidae) from Oman, Arabia. — Mamm. (Paris) 43 (4): 573–576.
Schreber, J.Ch.D. von (1774): Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. I: 167.
Topal, G. (1958): Morphological studies on the os penis of bats in the Carpathian Basin. — Ann. Hist. nat. Mus. Nat. hung. 50: 331–342.

Author's address: Dr. David L. Harrison, Harrison Zoological Museum, Bowerwood House, St. Botolph's Road, Sevenoaks, Kent, England.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Systematics of sun-squirrels (*Heliosciurus*) in eastern Africa

by

PETER GRUBB

Department of Zoology, University of Ghana

Following Ingoldby's (1927) review of *Heliosciurus*, all sun squirrels then assigned to that genus were placed in *H. gambianus* (*Sciurus gambianus* Ogilby 1835, Gambia) by Ellerman (1940). But Rosevear (1963) showed that there were two sympatric species of *Heliosciurus* in West Africa, the smaller *H. gambianus* and the larger *H. rufobrachium* (*Sciurus rufobrachium* Waterhouse, 1842, Fernando Po), and he attempted to assign all named forms of sun squirrel, with the exception of *H. ruwenzorii*, to one or other of these species.

The oldest name for the larger forest sun squirrels of Zambia, Zimbabwe and Mozambique, north to southern Tanzania, is *Sciurus mutabilis* Peters, 1867 (Boror, Mozambique). Except in dimensions and the nail-like thumb claw, they show no particular resemblance to *H. rufobrachium*, to which Rosevear (1963) referred *mutabilis* as a subspecies. Some specimens are very similar in colour and colour pattern to *H. (gambianus) rhodesiae* of the miombo woodland (*Funisciurus annulatus rhodesiae* Wroughton, 1907, neighbourhood of Chiwale, Zambia). *H. rhodesiae* also has a nail-like thumb claw (Allen & Loveridge 1933) but is distinctly smaller with 95 percent of occipito-nasal skull length measurements ranging between 45.5 and 50.5 mm (n = 26, sample from Balovale), as against 52.5–57.8 mm for *H. mutabilis* (Table 1). *H. rhodesiae* and *H. mutabilis* are separated not only ecologically (Ansell 1978) but also geographically, by the Muchinga Scarp. No intermediates have been recorded. Nowhere is the range of *H. mutabilis* contiguous with that of *H. rufobrachium* (sensu Allen 1939). It is possible, therefore, to regard *H. mutabilis* as a separate species.

North of the Rufigi River in northern Tanzania and Kenya, *H. mutabilis* is replaced by *H. undulatus* (*Sciurus undulatus* True 1892, Mt Kilimanjaro). It is provisionally retained as a species distinct from *H. mutabilis* since there is no evidence yet for intergradation between them. *H. undulatus* also shows no evidence of intergradation with its very different neighbour to the north, the isolate *H. keniae* (*Sciurus keniae* Neumann, 1902, Mt Kenya), assigned to *H. rufobrachium* by Rosevear (1963) but phenetically very much closer to specimens from Ethiopia he assigns to *H. gambianus* (see discussion in Kingdon, 1975: 421).

H. mutabilis and *H. undulatus* are hence separated geographically, morphologically and to a large extent ecologically from neighbouring populations of *Heliosciurus. H. rhodesiae,* though assigned to *H. gambianus* by Rosevear (1963), is possibly not immediately related to that species (Allen & Loveridge 1933) and probably intergrades with *H. rufobrachium* (Grubb, in prep.). Conceivably *H. mutabilis* and *H. undulatus* are related phylogenetically to *H. rufobrachium* through *H. rhodesiae,* but there appears to be no evidence for associating them preferentially with *H. rufobrachium* in the genus *Heliosciurus* at the moment.

Meester, Davis & Coetzee (1964) and Amtmann (1975) have synonymised some of the subspecific names of *H. mutabilis* and *H. undulatus,* and as these taxa can now be seen to be discretely segregated from other *Heliosciurus,* it is appropriate to analyse their geographic variation and assess the merits of these recent taxonomic decisions.

Material

I have examined 118 skins and 75 adult or near-adult skulls of *H. mutabilis* and 38 skins and 27 adult or near adult skulls of *H. undulatus* in the British Museum, Natural History (BM), the American Museum of Natural History, New York (AMNH), the Field Museum, Chicago (FM), the Carnegie Museum, Pittsburg (CM), the National Museum of Natural History, Washington D. C. (USNM), the Zoological Museum, Humboldt University, Berlin (ZMB) and, as loan material, from the Transvaal Museum (TM).

Pelage characters

Heliosciurus mutabilis and *H. undulatus,* like other members of their genus, have agouti-banded hairs. The number of bands varies from one part of the body to another as well as between populations. The body hairs usually have two light bands and three dark ones, including the base and the fine tip. The tail hairs have between three and 12 bands, always with a dark tip. Light bands are sometimes reduced in width or eliminated in more extremely melanised squirrels, and more rarely, the dark bands may be eliminated with extreme erythrism. The hair bands may or may not form discrete dark and light rings encircling the tail along its length. There is usually a clear demarcation between the denser dorsal pelage and the sparser ventral pelage, where the body hairs are shorter and do not usually have dark tips, but may have a single basal or subbasal dark band.

Heliosciurus mutabilis

H. mutabilis is distinguished by the very striking colour changes in the pelage between moults, the holotype being an animal half way through moult, with both new and old fur (Peters 1852: Plate 30; Thomas 1892: 549). In fresh skins, the dark hair bands are blackish brown and the light ones deep ochre to whitish. As the pelage ages, the dark ground colour fades to maroon brown but the light bands are at first retained. As the moult commences, the hair bleaches still further to a light reddish ochre, with the light and dark bands now of similar tone and difficult to distinguish. Thomas (1894: 141) says that the hair bleaches "under the influence of the summer sun", but this effect, which is not seen in other *Heliosciurus* species, may be spontaneous. Specimens with bleached fur or with the moult just commencing on the snout are recorded from all months except July in the available sample, but specimens halfway through moult or with it almost completed are chiefly recorded from October to May, and those with fresh or relatively fresh fur, from April to December, as noted by Thomas (1892, 1894). There appears to be a single moult of the whole pelage as in the tropical Asian genus *Callosciurus* (Moore & Tate 1965: 201) rather than the double spring and autumn moult known from temperate zone squirrels.

When looking at geographic variation in *H. mutabilis*, then, only reasonably fresh skins can be compared. The populations from the eastern part of the species' range, from southeast Tanzania to southern Mozambique, are relatively pale, but with distinct orange sub-basal bands to the body hairs. They are referable to *beirae*, which is usually regarded as a synonym of *mutabilis.* Further inland, along the Zimbabwe border, they are replaced by deeper coloured more ochraceous animals, often with ochre belly, assignable to *chirindensis.* Smithers & Tello (1976) state this subspecies is known only from the type locality, in Zimbabwe but specimens from Tambarara, Mozambique, and some neighbouring localities can not be separated from topotypes of *chirindensis* except by their somewhat shorter tail hairs (though longer tail hairs are not a constant feature of *chirindensis* according to Roberts 1951) and they agree in having nine bands on these hairs.

In the Shire Highlands of southern Malawi, the squirrels are darker but less ochraceous and colder in tone, with the sub-basal body-hair bands paler and duller, and not infrequently with a broad black dorsal stripe. The type of *mutabilis* was described as having such a stripe (Peters 1852) and this is the name that should be accepted for these highland squirrels at the subspecific level (Thomas 1892: 549). The type locality of *mutabilis* is Boror (region?), a lowland area, but perhaps the type was not actually collected there. *Mutabilis* sensu stricto does occur however on Masindi Mt, some distance to the north, and possibly elsewhere in Mozambique. The species is still very poorly known from Mozambique north of the Zambezi, for which Smithers &

Tello (1976: 141) record it from only three quarter-degree squares. Roberts (1913) examined moulting specimens from Boror (town?) which do not appear to conform with the type, as they do not have the dorsal stripe. They agree more with *beirae* but being in moult they are difficult to assess. Roberts (1951) says that *mutabilis* is distinguished from *beirae* by having a smaller skull and white sub-basal bands to the body hairs, but in the original description of his specimens (Roberts 1913) he mentions orange buff sub-basal body hair-bands, while skull measurements based on additional material are not significantly different in the two forms (Table I). It is apparent that most specimens from Mozambique, perhaps even including Roberts' specimens from Boror, conform not to the type of *mutabilis* but to the type of *beirae,* while squirrels from the Shire Highlands and Masindi Mt do conform to *mutabilis.* Whatever the explanation of this situation, the name *mutabilis* should not be used in a subspecific sense for lowland squirrels, as has been done by a number of authors (Swynnerton & Hayman 1951, Ellermann, Morrison-Scott & Hayman 1953, Ansell 1960, 1964, Ansell & Ansell 1973, Kingdon 1974, Amtmann 1975, Smithers & Tello 1976). As references such as these have tended to use the name *'mutabilis'* in a broad sense to include what are here understood as *shirensis* and *beirae,* Meester, Davis & Coetzee (1964) acted quite reasonably in synonymising these names with *mutabilis.* They also thought that *smithersi* and *vumbae* were possible synonyms of *chirindensis.* This arrangement would imply a division into northern and southern subspecies, which is not in agreement with the conclusions presented here.

Squirrels from the Zimbabwe-Mozambique highlands (18° to 19°50'S, according to Smithers & Tello 1976) are like *mutabilis* but even darker, with the belly concolourous with the back. They are separated from *mutabilis* by about 300 km, and are referable to *vumbae.*

In Zambia, western Malawi, southeast Rhodesia and neighbouring parts of Mozambique, as well as in extreme south-west Tanzania, the lowland squirrels are paler again, not unlike *beirae,* but with a much less contrasting sub-basal body-hair band. The name for these squirrels is probably *shirensis,* as suggested by Allen & Loveridge (1933). The type locality of *shirensis* is the Shire River, running below the Zomba plateau. This name is based on three specimens (no lectotype has been selected) which are old, one bleached in life and the others rather faded, and now cannot be reliably separated from some faded *mutabilis* skins. Thomas (1892) indicated that *shirensis* only differed from *mutabilis* in lacking the dorsal black patch, and hence believed they were probably conspecific. They would now perhaps be regarded as synonymous, for only about half the available *mutabilis* specimens have the dark patch clearly developed, but the Shire River is at a lower altitude than the *mutabilis* localities, so the expectation is that the squirrel population also has a lowland facies, never being as deeply pigmented as *mutabilis* sensu stricto. The type series indeed lack the woolly underfur characteristic of montane squirrels.

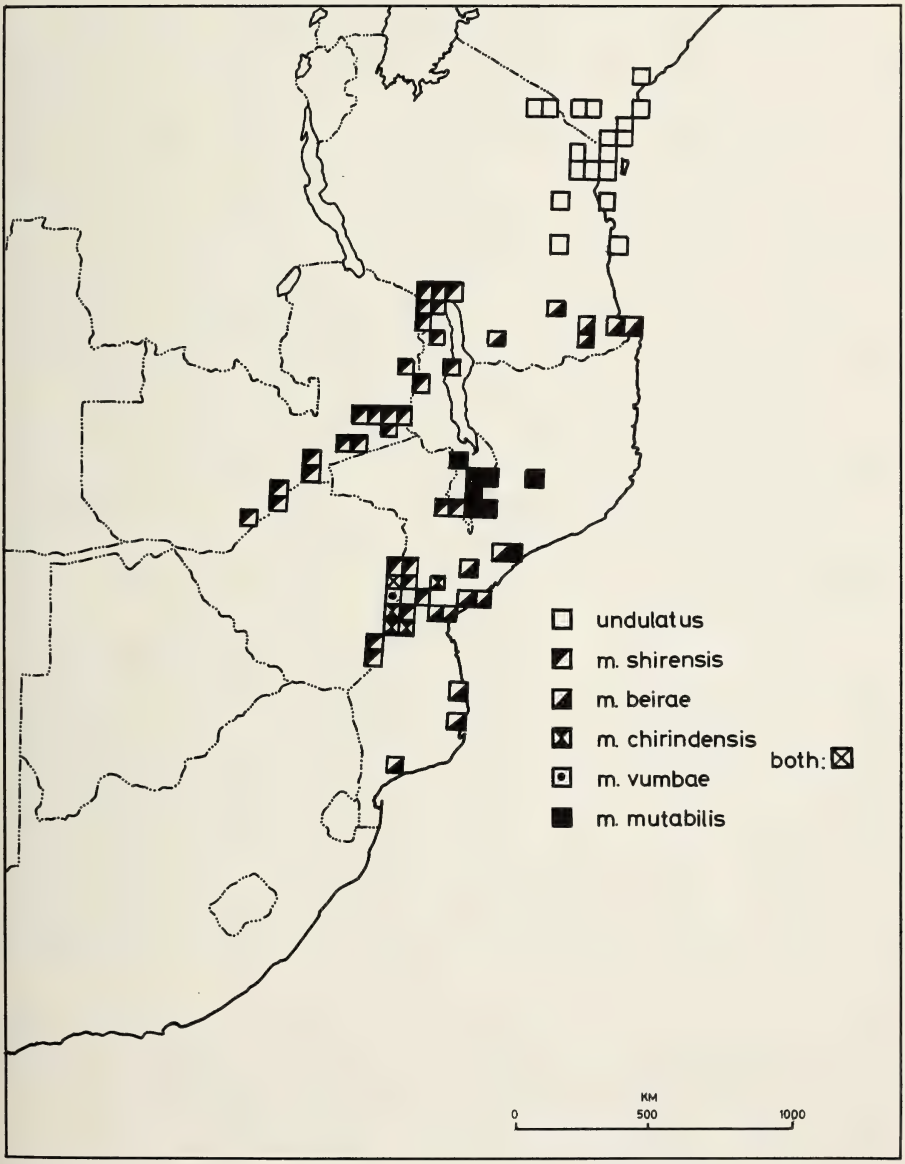

undulatus
m. shirensis
m. beirae
m. chirindensis
m. vumbae
m. mutabilis
both:
KM
0
500
1000

Fig. 1: Map of eastern Africa to show the distribution of *Heliosciurus mutabilis* and *H. undulatus*. Each symbol indicates occurrence within a half-degree square.

Some specimens of *shirensis*, as understood here, have the light hair bands almost white and Lundholm (1955) described one of these specimens from southeast Rhodesia as a new subspecies, *smithersi.* Smithers & Tello (1976) regard *smithersi* as the form occuring along the southern Zimbabwe-Mozambique border at relatively low altitudes, but squirrels of this same type are also recorded from the north-eastern montane area of Zambia (Ansell & Ansell 1973) and other scattered localities in Zambia. *Smithersi* is hence rather too polytopic to be regarded as a geographic race. In addition, the darker specimens of *shirensis* are hardly distinguishable from less heavily pigmented specimens of *mutabilis.* In this morphological continuum, it is not desirable to recognise three subspecies, even provisionally. I synonymise *smithersi* with *shirensis,* appreciating at the same time that typologically *smithersi* represents one extreme in the series.

Two specimens of *shirensis* from the Misuku range, northern Malawi, differ from all others in their long rather shaggy fur and in the exceptionally large number of bands on the tail hairs. They do not show any tendency towards melanism, as in the montane population from further south.

By attempting to match specimens from different localities, it is possible to state subjectively the phenetic relations between the subspecies recognised. *'Smithersi'* is the palest morph and comes nearest to *H. (gambianus?) rhodesiae* in colour. *Shirensis* grades into *mutabilis* which in turn grades into the darkest form, *vumbae,* although the two do not actually come in contact. It is not clear whether *vumbae* intergrades with *chirindensis* which may surround it. *Shirensis* also grades into the more ochraceous *chirindensis* which in turn grades into *beirae,* again a paler form and the one which geographically and in colour pattern comes nearest to *H. undulatus.* Over most of its range, then, *H. mutabilis* is a relatively pale-coloured lowland squirrel (subspecies *beirae* and *shirensis*), but in isolated highlands in Mozambique, Malawi and Rhodesia, rather localised, deeply pigmented populations occur (*mutabilis, vumbae, chirindensis*). Smithers & Tello (1976) recognised *smithersi* (i. e. *shirensis*) and *vumbae* as separable from *chirindensis,* in agreement with my conclusions. They list *mutabilis* (i. e. *beirae*), *smithersi* (i. e. *shirensis*) and *vumbae* from Mozambique and remark that *chirindensis* may be expected to occur, which I confirm. *Mutabilis* sensu stricto also occurs, of course.

What I have said concerning the choice of subspecific names in *H. mutabilis* may smack of taxonomic juggling but is, I believe, justified. With uncertain type localities (*mutabilis*), poor type material (*shirensis*) and the need to conserve properly proposed and frequently utilised names, there appear to be few alternatives to the procedure I have adopted. The classification is nevertheless provisional, in the sense that it represents what I think is the best taxonomic assessment of available material, rather than of the natural

Table 1. Skull measurements of *Heliosciurus* species, in mm (mean ± standard deviation, sample size in parentheses)

	Occipitonasal length	Condylobasal length	Zygomatic breadth
H. mutabilis			
ssp. *shirensis*	54.9 ± 1.16 (11)	50.4 ± 0.95 (11)	32.4 ± 1.22 (11)
mutabilis	55.1 ± 1.51 (15)	50.4 ± 1.41 (20)	31.8 ± 0.88 (20)
vumbae	56.1 (2)	51.7 ± 0.61 (3)	32.4 (2)
chirindensis	55.3 ± 1.58 (8)	51.2 ± 0.79 (7)	32.6 ± 0.74 (6)
beirae	55.2 ± 0.82 (6)	50.6 ± 1.12 (7)	31.7 ± 1.02 (7)
all subspecies	55.2 ± 1.31 (42)	50.6 ± 1.19 (48)	32.0 ± 0.99 (47)
H. undulatus	53.9 ± 1.38 (16)	49.9 ± 1.14 (17)	31.6 ± 0.82 (18)

Table 2. External measurements of *Heliosciurus* species, in mm (mean ± standard deviation, sample size in parentheses)

	Head and body length	Tail length	Hind foot	Ear	Length of tail hairs
H. mutabilis					
ssp. *shirensis*	250.0 ± 28.86 (9)	274.1 ± 20.79 (9)	56.4 ± 2.57 (11)	18.1 ± 0.73 (9)	42.4 ± 5.54 (10)
mutabilis	241.2 ± 12.57 (10)	272.7 ± 19.62 (10)	53.4 ± 3.31 (33)	17.7 ± 1.06 (28)	44.9 ± 4.47 (27)
vumbae	251 (1)		57 (1)		49 (1)
chirindensis	229.9 ± 8.76 (12)	281.5 ± 15.94 (13)	56.1 ± 3.34 (14)	19.0 ± 2.35 (14)	47.0 ± 6.75 (6)
beirae	211.8 ± 21.57 (17)	254.2 ± 30.49 (17)	53.4 ± 2.43 (17)	17.6 ± 1.00 (13)	45.8 ± 5.67 (6)
H. undulatus	233.0 ± 20.67 (18)	281.0 ± 28.09 (18)	56.2 ± 3.21 (17)	17.1 ± 2.11 (16)	40.1 ± 4.13 (25)

geographic variation itself. Attention is drawn to main foci of geographic variation but so many localities are represented by single or faded specimens that trends cannot be assessed in detail. It seems most probable that much variation is clinal, and that if more fresh specimens from more localities become available it might be better to reduce the number of subspecies, paralleling Musser's (1968) elegant treatment of *Sciurus aureogaster.* I do not wish to anticipate such a move, however, when adequate evidence is not yet available.

Compared with skins, relatively few skulls were available for study, so it has been necessary to lump data from widely separated localities. This process does not however lead to increased sample variance, so measurements from different geographical populations may approximate to single statistical populations. The montane forms *vumbae* and *chirindensis* are the largest in skull length, and *shirensis* is the smallest (Table 1). None of the differences between the subspecies recognised from skull characters are above the conventional level of subspecific difference (Mayr, Linsley & Usinger 1953: 178).

Body measurements taken in the field are also few and intrinsically unreliable, because they have been recorded in a number of different ways and by a diversity of collectors. It is difficult to know whether they represent real regional differences, or artefacts, but they seem to be poorly related to skull length and often have exceptionally high variance (Table 2).

Heliosciurus mutabilis shirensis

Macroxus shirensis Gray, 1867, Ann. Mag. nat. Hist. (3) 20: 327.
Heliosciurus gambianus smithersi Lundholm, 1955, Ann. Transvaal Mus. 22: 294.

Description: Paler specimens have the body hairs banded black and whitish, subbasal light band faintly greyer; limbs whitish due to intense speckling; tail hairs banded black and whitish with all light bands of same colour and terminal ones prominent (rather short in Chowo skin); up to 16 light tail rings (very vague in Chowo skin); venter appears pure white, though hairs do have grey bases. Darker specimens have the hairs banded blackish and buffy white to buff, with subbasal light bands buff; speckling on limbs not so intense; tail hairs banded uniformly whitish; tail rings quite discrete; venter whitish to buffy white. A fresh skin from Mtirize R. approaches the Tambarara series (*chirindensis*) but the hair bases are not deep orange buff and do not differ in colour from the terminal light bands; another fresh skin, from Domira Bay, falls between the two Mtirize River skins in general tone.

Material and localities: Pale forms (*'smithersi'*): Zambia: Chowo Mt (1), Fort Jameson (3), Marble Hill Camp, Lusaka Dist. at 15° 40' S, 28° 37' E (2) — BM; Mafinga

Mtns — Ansell & Ansell, 1973. Zimbabwe: Lundi-Sabi confluence (type locality of *smithersi*) — Lundholm, 1955. Mozambique: Musapa Gap, N end of Chimanimani Mtns; Haroni-Lusitu confluence — Smithers & Tello, 1976. Darker forms and referred specimens: Malawi: Domira Bay (1), NW Nyasa (1), S Angoniland (1), Shire River (type locality of *shirensis*, 3 cotypes) — BM; Chinteche; Ncheu — Ansell, Benson & Mitchel, 1962. Zambia:Mtirize R (2), Nyika Plateau (1), Petauke (3) — BM; Lusito confluence, Gwembe Dist. — Ansell, 1960; Chilongozi Game Reserve; Kalichero; Luano Valley; 4 mi NW of Lundazi; Lusingazi confluence; Mpomwa Hills; Rufunsa rest house — Ansell, 1964; Makutu Mtns; island in L. Kariba, at 1627-D-4; and recorded from 17 quarter-degree squares — Ansell, 1978. Tanzania: Rungwe (2) — AMNH; Igale, Poroto Mtns; Madehani, Ukinga Mtns; Nkuku forest, Rungwe Mtns — Allen & Loveridge, 1933; 4 localities mapped by Kingdon (1974: 428), as *mutabilis*, in part. Long-furred form: Malawi: Komba forest, Misuku Mtns (2) — BM.

Heliosciurus mutabilis beirae

Heliosciurus mutabilis beirae Roberts, 1913, Ann. Transvaal Mus. 4: 78.

Description: Body hairs banded blackish and whitish to buffy white; subbasal bands to body hairs rich buff orange; faint orange buff wash on median light bands of tail hairs; light tail rings discrete; venter whitish.

Material and localities: Tanzania: Hokororo, Liwale (1); Masasi (1); Nachinwea (2); Mt Mwemkuru Juu, Liwale (1); Songea (1) — BM; Rondo, Lindi (1) — FMNH; Lindi (1); Mikindani (1) — ZMB; 10 localities mapped by Kingdon 1974: 428, as *H. rufobrachium mutabilis* in part. Mozambique: Beira, type locality of *beirae*, and including Masembeli 23 mi to the NW (12) — BM; Mesito, Tete dist. (1); Chimonzo (1; most southerly record of genus, not mapped by Smithers & Tello, 1976) — USNM.

Heliosciurus mutabilis chirindensis

Heliosciurus mutabilis chirindensis Roberts, 1913, Ann. Transvaal Mus. 4: 78.

Description: Body hairs banded dark blackish brown and ochre (darker than in other skins), with subbasal light bands deep buff orange (3 Selinda skins and 3/5 of the fresh Tambarara skins); tail hairs banded buffy white, with ochre wash to median band in Selinda and 1 Tambarara skin; tail rings well marked; venter variable, buffy white with ochre marginal wash (3 Tambarara, 2 Selinda), deep ochre (2 Tambarara, 2 Selinda) or grey brown, much as flanks but paler (2 Tambarara, one with deep ochre to underside of limbs).

Material and localities: Zimbabwe: Chirinda forest, type locality of *chirindensis* (3) — BM; Mt Selinda (1) — CM; East Highlands Tea Estate, foot of Inyangani Mt, Inyangani dist. (1) — USNM; Ngorima Tribal Reserve (Tribal Trust Land) East, Melsetter dist., Manicaland (1) — USNM. Mozambique: Tambarara (7) — BM; Lusitu (1) — USNM.

Heliosciurus mutabilis mutabilis

Sciurus mutabilis Peters, 1852, Reise nach Mossambique. Säugethiere, p. 131.

Description: Body hairs dark shining brown, almost black, in very fresh specimens, speckled with bright yellowish buff, approaching Selinda skins (Mlanje, Chiradzulu), soon fading to dark maroon-brown, speckled to between buff and cold buffy white; subbasal bands to hairs buff to buffy-grey, but warm buff to dull orange ochre in a few specimens, again approaching *chirindensis;* light bands to tail hairs usually buffy white, with a tinge of orange in the median band in a few specimens; light tail rings not very well demarcated; venter whitish grey or yellowish grey, to brown grey, in a very few specimens almost as dark as flanks. In 19/42 skins (excluding 6 juveniles), a broad dark dorsal stripe is present, beginning at forehead, on mid back or somewhere between, and extending to tail, in which the hairs are unicolourous, lacking the light bands. In some specimens, the dorsal stripe broadens onto the flanks and rump, but muzzle and legs always retain the speckling. The tail hairs in these more intensely pigmented specimens retain the light bands, or at least the more distal ones, which become relatively narrow; rarely they may lose them altogether (two specimens, Mlanje and Chiradzulu). Squirrels with a dark dorsal band are recorded from all the localities listed below except Soche and Liwondo (singletons only from each of these places).

Material and localities: Malawi: Chiradzulu (6), Chiromo (3), Cholo Mt (1 & 2 AMNH), Likungala R (9 & 1 AMNH, 1 USNM), Liwondi (1), Luchinga R (1), Mlanje Mt (5 & 1 AMNH), Namuli Mt (1), Soche Mt (1), Zomba (20) — BM; Mozambique: Masindi Mt (1) — BM; Boror (type locality of *mutabilis)* — Peters, 1852.

Heliosciurus mutabilis vumbae

Heliosciurus mutabilis vumbae Roberts, 1937, Ann. Transvaal Mus. 19: 100.

Description: Resembles the most intensely pigmented specimens of nominate *mutabilis,* but with the belly concolourous with the flanks, and with the dark dorsal band not as well developed at least in the specimens seen.

Material and localities: Zimbabwe: Vumba, type locality of *vumbae* (2) — TV; Manchester Gardens (Vumba Botanical Reserve), Vumba National Park (1) — USNM; Cecil Kop, Umtali (1) — CM; Stapleford — Smithers & Wilson, 1979. Mozambique: Macequece (1) — TV.

Heliosciurus undulatus

Sciurus undulatus True, 1892, Proc. U. S. nat. Mus. 15: 465.
Heliosciurus undulatus dolosus Thomas, 1909, Ann. Mag. nat. Hist. (8) 4: 100.

Heliosciurus undulatus daucinus Thomas, 1909, Ann. Mag. nat. Hist. (8) 4: 101.
Heliosciurus undulatus marwitzi F. Müller, 1911, Zool. Anzeiger 37: 76.
Heliosciurus rufobrachiatus shindi Heller, 1914, Smithsonian misc. Coll. 63 (3): 7.

Differs from *H. mutabilis* in being on average slightly smaller (95 percent of occipito-nasal skull length measurements 51.2.–56.7 mm against 52.5–57.8 mm; body measurements not significantly different); in having 9 or more bands on the tail hairs, as against 7–8 in most lowland *H. mutabilis* populations, even though the tail hairs are shorter than in the latter (Table 3); and in not bleaching between moults. The feet and hands are usually but not always suffused with orange. These differences are not great, but they are distinct and until we are more certain of species limits in the genus, it seems best to retain *undulatus* as a separate species.

Table 3. Frequency distributions of numbers of agouti-bands on tail hairs of *Heliosciurus* species

	Number of bands							
	5	6	7	8	9	10	11	12
H. mutabilis								
ssp. *shirensis*								
and *mutabilis*		3	17	9	2			
Komba forest								
(shirensis)								2
ssp. *beirae*			5	8	3	1		
ssp. *chirindensis*					5			
H. undulatus			1	2	14	5	4	

Subjectively, variation in *H. undulatus* in colour is less extensive than in *H. mutabilis.* Individual squirrels are never as dark as *H. m. mutabilis* or *vumbae,* nor as pale as the lightest *H. m. shirensis.* Within population variation can be considerable, as Allen & Loveridge (1942) discovered in 15 specimens from Magrotto Mtn, Tanzania. There is also a degree of geographic, probably clinal, variation. Specimens from higher altitudes, corresponding to the type, are darker and more richly coloured; those from the north of the species range (*shindi, daucinus*) are paler; and those from the south, including Zanzibar and Mafia (*dolosus*) are duller and greyer. The populations on Mafia and Zanzibar are involved in the clinal trend and should not be regarded as an insular subspecies even if a southern subspecies is recognisable. However, specimens from intermediate localities are difficult to assign to a particular nominal subspecies, as Allen & Loveridge found with specimens from Tanga, and if the described forms were to be considered valid, then additional subspecies would have to be named — for example, a BM specimen from Tamota, Mandeni is exceptionally dark below, the hairs blackish with an orange band.

Description: Body hairs banded blackish with a whitish subterminal band and usually three contrasting dull orange ochre to deep orange more proximal bands; tail hairs similarly banded; 10–14 black tail rings; venter whitish grey to ochre, darker on limbs, or deep dull ochre, sometimes with vague paler median band; face, nose and feet suffused with pale grey ochre to orange ochre.

Material and localities: Tanzania: Amani (2), Dar es Salaam (1), Mafia I., type locality of *dolosus*, including Kilindoni (4), Mshindasi R, Kidodi, Kilosa (1), Mweka (2), Usambara Mtns (1), Tamota, Mandeni, N. Prov. (1 & 1 AMNH), Zanzibar, including Mkunduchi and Jambiani (4) — BM; Kahe (1) — USNM; Nguru Mtns (2) — CM; Bungu, Usambara (1) — FM; Kibongoto (1), Kilimanjaro (1), Kindi, Pangani (1) — ZMB; Mt Kilimanjaro, type locality of *undulatus* — True, 1892 — and of *marwitzi* — Müller, 1911; Mombo, Usambara; Kibongoto, Kilimanjaro, 2,000 ft — Lonnberg, 1910; Pangani; Tanga — Müller, 1911; Siga Caves near Tanga; Magrotto Mtns — Allen & Loveridge 1942; Arusha; Bumbali; Mkulumuzi Caves — Swynnerton & Hayman, 1951. 13 localities plotted by Kingdon (1974: 428). Kenya: Kwali forest, Shimba Hills (4), Marima Hills (1), Mombassa (1, type of *daucinus*), Digo Dist., Msambweri/Ramisi (3), Witu (1) — BM; Mazeras (1) — USNM; Kilifi Dist., 1 mi SW Gedi (2) — AMNH; Pokomoni, Tana (1) — ZMB; Mt Umengo, Taita Hills, type locality of *shindi* — Heller 1914; Mt Mbololo — Allen & Lawrence, 1936. 8 localities plotted by Kingdon (1974: 428).

Acknowledgements

I thank the following curators for access to collections under their care: Dr G. B. Corbet and Mr I. Bishop (London); Dr S. Anderson and Dr K. Koopman (New York); Mr R. Izor (Chicago); Dr D. A. Schlitter (Pittsburgh); Dr H. Setzer (Washington); Dr I. L. Rautenbach (Pretoria); Dr R. Angerman (Berlin).

Summary

The sun squirrels *Heliosciurus mutabilis* and *H. undulatus* are considered to be specifically distinct from *H. gambianus* and *H. rufobrachium. H. undulatus* is regarded as monotypic, while *H. mutabilis* is provisionally treated as a polytypic species with five subspecies.

Zusammenfassung

Die Sonnenhörnchen *Heliosciurus mutabilis* und *H. undulatus* werden als artlich verschieden von *H. gambianus* und *H. rufobrachium* angesehen. Dabei wird *H. undulatus* als monotypisch angesehen, während *H. mutabilis* vorläufig als polytypische Art mit fünf Unterarten behandelt wird.

References

Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 83: 1–763.

— & B. Lawrence (1936): Scientific results of an expedition to rain forest regions in Eastern Africa. 3. Mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 79: 31–126.

— & A. Loveridge (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the southwestern highlands of Tanganyika Territory. 2. Mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 75: 47–140.

— & — (1942): Scientific results of a fourth expedition to forested areas in east and central Africa. 1. Mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 89: 147–212.

Amtmann, E. (1975): Family Sciuridae, Part. 6.1. — In: Meester, J., & H. W. Setzer (ed): The mammals of Africa; an identification manual. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

Ansell, W. F. H. (1960): Mammals of Northern Rhodesia. — Government Printer, Lusaka.

— (1964): Addenda and corrigenda to "Mammals of Northern Rhodesia". — Puku 2: 14–52.

— (1978): The mammals of Zambia. — The National Parks and Wildlife Service, Chilanga.

— & P. D. H. Ansell (1973): Mammals of the north-eastern montane areas of Zambia. — Puku 7: 21–69.

— , C. W. Benson & B. L. Mitchell (1962): Notes on some mammals from Nyasaland and adjacent areas. — Nyasaland Jl. 15: 38–54.

Ellermann. J. R. (1940): Families and genera of living rodents. 1. — Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

— , T. C. S. Morrison-Scott & R. W. Hayman (1953): Southern African mammals: 1758 to 1951: a reclassification. — Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Gray, J. E. (1867): Synopsis of the African squirrels (Sciuridae) in the collection of the British Museum. — Ann. Mag. nat. Hist. (3) 20: 323–334.

Heller, E. (1914): New subspecies of mammals from equatorial Africa. — Smithsonian misc. Coll. 63 (7): 1–12.

Ingoldby, C. M. (1927): Some notes on the African squirrels of the genus *Heliosciurus.* — Proc. zool. Soc. London 1927: 471–487.

Kingdon, J. (1974): East African mammals. An atlas of evolution in Africa. 2b. — Academic Press, London.

Lonnberg, E. (1910): Mammals, p. 1–27. — In Sjöstedt, B. Y.: Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru und den umgebenden Massaisteppen Deutsch-Ostafrikas 1905–1906. — Palmquist, Stockholm.

Lundholm, B. G. (1955): Descriptions of new mammals. — Ann. Transvaal Mus. 22: 279–303.

Mayr, E., E. G. Linsley & R. L. Usinger (1953): Methods and principles of systematic zoology. — McGraw-Hill, New York.

Meester, J., D. H. S. Davis & C. G. Coetzee (1964): An interim classification of southern African mammals. — Zool. Soc. S. Africa and S. African Council Scient. Indust. Res. (cyclostyled).

Moore, J. C., & G. H. H. Tate (1965): A study of the diurnal squirrels Sciurinae of the Indian and Indochinese subregions. — Fieldiana Zool. 48: 1–351.

Müller, F. (1911): *Sciurus mutabilis* und *Sciurus undulatus* nebst Bemerkungen zur Systematik der afrikanischen Sciurinae. — Zool. Anz. 37: 75–83.

Musser, G. G. (1968): A systematic study of the Mexican and Guatemalan grey squirrel, *Sciurus aureogaster* F. Cuvier (Rodentia; Sciuridae). — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 137: 1–112.

Peters, W. C. H. (1852): Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique. Zoologie: 1. Säugethiere. — Georg Reimer, Berlin.

Roberts, A. (1913): The collection of mammals in the Transvaal Museum registered up to the 31st March 1913, with descriptions of new species. — Ann. Transvaal Mus. 4: 65–107.

— (1937): Description of some new subspecies of South African mammals. — Ann. Transvaal Mus. 19: 99–103.

— (1951): The mammals of South Africa. — Central News Agency, Johannesburg.

Rosevear, D. R. (1963): On the West African forms of *Heliosciurus* Trouessart. — Mammalia 27: 177–185.

Smithers, R. H. N., & J. L. B. L. Tello (1976): Check list and atlas of the mammals of Mocambique. — Museum Memoir Trustees nat. Mus. Mon. Rhodesia 8: 1–184.

— & V. J. Wilson (1979): Check list and atlas of the mammals of Zimbabwe Rhodesia. — Museum Memoir Trustees nat. Mus. Mon. Zimbabwe Rhodesia 9: 1–193.

Swynnerton, G. H., & R. W. Hayman (1951): A check list of the land mammals of the Tanganyika Territory and the Zanzibar Protectorate. — J. E. African nat. Hist. Soc. 20: 274–392.

Thomas, O. (1892): On mammals from Nyassaland. — Proc. zool. Soc. London 1892: 546–554.

— (1894): On the mammals of Nyasaland: third contribution. — Proc. zool. Soc. London 1894: 136–146.

— (1897): On the mammals obtained by Mr A. Whyte in Nyasaland, and presented to the British Museum by Sir H. H. Johnston, K. C. B.; being a fifth contribution to the mammal-fauna of Nyasaland. — Proc. zool. Soc. London 1897: 925–939.

True, F. W. (1892): An annotated catalogue of the mammals collected by Dr W. C. Abbott in the Kilima-Nyaro region, East Africa. — Proc. U. S. nat. Mus. 15: 445–480.

Present address of author: Dr. Peter Grubb, c/o Mammal Section, British Museum (Natural History), Cromwell Road, London SW7 5BD, England.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Différences biométriques entre *Hybomys univittatus* (Peters) et *Hybomys trivirgatus* (Temminck) de l'Afrique de l'ouest

par

E. VAN DER STRAETEN et W. N. VERHEYEN

Rijksuniversitair Centrum, Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Antwerpen

Introduction

Un aperçu clair des données taxonomiques du genre *Hybomys* nous est fourni par Rosevear (1969), qui mentionne deux espèces nettement distinctes: *Hybomys univittatus* et *H. trivirgatus*. De *Hybomys univittatus*, qu'on retrouve à l'est de la rivière Cross, trois sous-espèces sont décrites: *Hybomys univittatus badius* Osgood, 1936, *H. u. basilii* Eisentraut, 1965, et *H. u. lunaris* (Thomas, 1906). Cette dernière sous-expèce a été décrite de l'Uganda, ce qui est assez éloigné de l'aire de répartition des autres sous-expèces (Nigérie, Cameroun, R. C. A. et Gabon). De *Hybomys trivirgatus* deux sous-espèces sont décrites: *H. t. planifrons* (Miller, 1900) et *H. t. pearcei* Ingoldby, 1929. L'aire de répartition de cette espèce tend du centre de la Nigérie jusqu'en Sierra Leone. La rivière Niger est probablement la frontière de l'aréal des deux espèces.

Puisqu'on peut facilement distinguer les deux espèces par leurs seuls caractères extérieurs et non métriques, une étude biométrique approfondie n'a jamais été effectuée. Les différences sont même tellement prononcées que Thomas fait rentrer *univittatus* dans le genre *Hybomys* (Thomas, 1910) et *trivirgatus* dans le genre *Typomys* (Thomas, 1911), classification qui n'est toutefois pas suivie par des auteurs postérieurs. Rosevear également fait rentrer les deux espèces dans le même genre, mais il ajoute que, si l'examen de plus ample matériel démontrerait l'existence de plusieurs espèces au sein d'une seule ou des deux espèces actuellement reconnues, il faudra décomposer le genre *Hybomys* en deux sous-genres: *Hybomys* et *Typomys*. Tandis que les espèces *Hybomys univittatus* et *H. trivirgatus* sont nettement distinctes, les sous-espèces décrites ne sont pas aussi facilement discernables. Puisqu'il n'existe donc pas encore d'étude biométrique à ce sujet, nous avons voué une première contribution au problème. Nous avons examiné la variation biométrique non géographique dans chaque espèce et

Tableau 1: Mesures externes et crâniennes de *Hybomys* adulte. Pour chaque mesure est indiqué: nombre d'individus mesurés, moyenne, minimum–maximum et déviation standard. Les données sont exprimées en mm. Pour description des mesures voir Van der Straeten & Van der Straeten-Harrie (1977).

symbole		*Hybomys trivirgatus*				*Hybomys univittatus*			
HB	longueur tête et corps	104;	126,4	(107,0 –140,0)	5,7	114;	124,6	(98,0 –142,0)	8,5
TL	longueur de la queue	92;	98,9	(52,0 –113,0)	9,3	108;	108,3	(64,0 –130,0)	10,5
HL	longueur du pied postérieur avec ongle	104;	32,5	(30,0 – 35,0)	1,0	114;	31,6	(29,2 – 34,0)	1,1
EL	longueur de l'oreille	99;	16,1	(13,0 – 18,0)	0,8	110;	16,0	(13,1 – 18,4)	1,0
GRLE	longueur maximale du crâne	107;	33,08	(30,95– 35,80)	1,03	114;	34,57	(31,50– 37,80)	1,03
PRCO	longueur condylobasale	107;	29,19	(26,80– 31,40)	0,91	114;	30,39	(27,50– 33,05)	0,95
HEBA	henselion–basion	107;	24,35	(22,00– 26,55)	0,81	114;	25,81	(23,25– 28,00)	0,92
HEPA	henselion–palation	107;	13,37	(12,10– 14,90)	0,55	114;	14,53	(13,10– 15,60)	0,50
PAF	longueur des fentes palatinales	107;	5,66	(4,70– 6,55)	0,32	114;	6,87	(6,15– 7,50)	0,28
DIA 1	longueur du diastème	107;	8,49	(7,45– 9,40)	0,37	114;	8,83	(7,85– 9,80)	0,35
DIA 2	distance entre le bord antérieur de l'alvéole de M^1 et le bord tranchant de l'incisive supérieure	107;	9,25	(8,20– 10,30)	0,50	114;	9,39	(8,25– 10,40)	0,37
INT	largeur du rétrécissement interorbitaire	107;	6,11	(5,30– 6,75)	0,28	114;	5,86	(5,30– 6,55)	0,28
ZYG	largeur au niveau de l'arcade bizygomatique	107;	14,64	(13,35– 16,10)	0,55	114;	16,23	(14,75– 17,60)	0,48

Tableau 1 (suite)

symbole		*Hybomys trivirgatus*				*Hybomys univittatus*			
PAL	largeur minimum de palais à hauteur des M^1	107;	3,13	(2,55– 3,60)	0,21	114;	3,04	(2,50– 3,55)	0,17
UPTE	longueur de la rangée des molaires supérieures	107;	5,36	(5,00– 5,85)	0,19	114;	5,88	(5,40– 6,45)	0,22
UPDE	largeur extérieure des rangées maxillaires à la hauteur du M^1	107;	6,73	(6,20– 7,40)	0,22	114;	7,01	(6,30– 7,65)	0,36
M^1	largeur du M^1	107;	1,86	(1,75– 2,00)	0,06	114;	1,93	(1,80– 2,10)	0,06
ZYPL	largeur de la plaque zygomatique	107;	3,26	(2,80– 3,95)	0,24	114;	3,96	(3,40– 4,65)	0,23
BNAS	largeur des nasaux	107;	4,18	(3,55– 4,90)	0,31	114;	4,27	(3,60– 4,80)	0,25
LNAS	longueur des nasaux	107;	13,32	(12,00– 15,00)	0,63	114;	14,01	(12,60– 15,25)	0,53
LOTE	longueur de la rangée des molaires inférieures	107;	5,37	(4,95– 5,85)	0,19	114;	5,62	(5,20– 6,15)	0,20
CHOA	largeur de la choane	107;	2,07	(1,75– 2,50)	0,18	114;	2,19	(1,80– 2,50)	0,16
BUL	longueur de la bulle tympanique	107;	5,20	(4,70– 5,70)	0,18	114;	5,33	(5,00– 5,75)	0,17
BRCA	largeur de la boîte crânienne	107;	14,12	(13,00– 14,95)	0,39	114;	14,21	(13,45– 15,30)	0,35
DIN	profondeur des incisives	107;	1,57	(1,35– 1,85)	0,10	114;	1,55	(1,25– 1,85)	0,08
ROH	hauteur du rostre au bord antérieur de l'alvéole du M^1	107;	7,20	(6,50– 7,95)	0,32	114;	8,32	(7,25– 9,05)	0,31
ROB	largeur du rostre à la hauteur du bord antérieur de la plaque zygomatique	107;	6,07	(5,40– 6,95)	0,28	114;	6,50	(5,65– 7,45)	0,29
PCPA	distance entre les points extrêmes du processus condylicus et du processus angularis	101;	7,04	(5,90– 7,80)	0,37	104;	9,17	(7,85– 10,05)	0,41

constaté les différences biométriques entre les deux espèces. Une population de *Hybomys univittatus,* originaire de Mieri (Cameroun) et une population de *Hybomys trivirgatus,* capturée à Adiopodoumé (Côte d'Ivoire), ont servi à ce but. Une étude postérieure devra nous apprendre s'il existe plus de deux espèces de *Hybomys* est s'il existe différents sous-espèces au sein de chacune des deux espèces.

Matériel

Le matériel étudié provient de deux localités:

Adiopodoumé (Côte d'Ivoire)	05° 09' N	04° 08' W
Mieri-Bimba (Cameroun)	04° 15' N	13° 59' E

Au total 221 animaux ont été examinés: 114 exemplaires de *H. univittatus* du Cameroun et 107 exemplaires de *H. trivirgatus* de la Côte d'Ivoire. Uniquement des spécimens adultes ou sousadultes, dont le crâne était intact, ont été utilisés. Les exemplaires de Côte d'Ivoire ont été collectionnés par le Dr. L. Bellier de 1963 jusqu'à 1970. Un tiers de cette collection sera déposé au Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren, Belgique) (M. R. A. C.), les deux tiers restants au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France). Les animaux du Cameroun ont été capturés par W. Verheyen et M. Michiels du 29 janvier jusqu'au 5 fevrier 1976, y compris. Ces exemplaires sont déposés au M. R. A. C. et font partie de la collection 76/14.

Méthodes

Les méthodes de mesurage et statistiques ont été décrites dans des publications antérieures (Van der Straeten & Van der Straeten-Harrie, 1977; Van der Straeten & Verheyen, 1978). Les mesures crâniennes utilisées se retrouvent au tableau 1. Les mesures extérieures des animaux de la Côte d'Ivoire ont été reprises des étiquettes; celles des animaux du Cameroun ont été prises sur des spécimens fixés au formol et conservés dans de l'alcool. Chez ces derniers la longueur du pied postérieur est prise avec ongle.

Étude biométrique du matériel

Mesures

Les mesures extérieures et crâniennes de *Hybomys univittatus* et *Hybomys trivirgatus* sont rendues au tableau 1. Les deux expèces ont été comparées mesure par mesure à l'aide de la statistique-t de Student. La statistique calculée-t est appelée significative quand elle dépasse la valeur théorique de 95%, et hautement significative quand elle dépasse la valeur théorique de 99%.

Hybomys trivirgatus est plus grand que *H. univittatus* pour six des 28 mesures, à savoir pour HB, HL, EL, INT, PAL et DIN. Les différences sont hautement significatives pour la longueur du pied postérieur avec ongle, pour la largeur du rétrécissement interorbitaire et pour la largeur minimum du palais à la hauteur des M^1. En ce qui concerne la longueur de pied postérieur, la différence peut être due à des méthodes des mesurage différentes, les mesures externes de *H. trivirgatus* étant reprises de l'étiquette.

Pour toutes les autres mesures mentionnées dans le tableau, *H. univittatus* est plus grand que *H. trivirgatus.* Toutes les différences sont hautement significatives, excepté pour DIA 2, la longueur des nasaux et la largeur de la boîte crânienne. Surtout pour cette dernière mesure, la différence est infime.

Dans la description du genre *Typomys,* Thomas (1911) mentionne comme caractère e. a. la boîte crânienne plus étroite que chez *Hybomys.* Notre examen biométrique n'a toutefois pas démontré cette différence. Mais si l'on considère la largeur crânienne au niveau de l'arcade bizygomatique, nous constatons que le crâne de *H. univittatus* est plus large que celui de *H. trivirgatus.*

Analyse canonique par classes d'âge

Dans l'analyse canonique 17 mesures crâniennes ont été utilisées (voir tableau 2). Les mesures qui n'ont pu être prises assez exactement ou qui ne contribuent que faiblement à la séparation des deux expèces, n'ont pas été retenues. Les animaux jeunes non plus ont été examinés.

Les animaux furent divisés en deux classes d'âge. La classe d'âge A contient les sous-adultes et les jeunes adultes, la classe B les adultes plus âgés et très âgés. Ce procédé a été suivi afin d'obtenir des groupes avec un nombre suffisant d'exemplaires. Au total 221 exemplaires ont été retenus, répartis en quatre groupes, comme suit:

No groupe	Espèce	Classe d'âge	Nombre d'exemplaires
1	*Hybomys trivirgatus*	A	68
2	*Hybomys trivirgatus*	B	39
3	*Hybomys univittatus*	A	69
4	*Hybomys univittatus*	B	45

Tous les trois variables canoniques sont significativement différentes de zéro. Pour notre problème toutefois, seulement la première est vraiment importante; en effet, elle contient pas moins de 97,2% de la variation totale. Comme résultat nous donnons ici les vecteurs propres des 17 variables pour les deux premiers variables canoniques (tableau 2).

Tableau 2: Vecteurs propres des 17 variables pour les deux premières variables canoniques.

symbole	1	2
GRLE	−0,3820	−0,6642
PRCO	−1,0692	0,9154
HEBA	0,6708	−0,9218
HEPA	0,7391	0,0627
PAF	2,0210	−0,6966
DIA 1	−1,3343	2,4756
INT	−1,3694	0,2236
ZYG	1,0743	0,5635
UPTE	1,5172	−0,2489
UPDE	−0,1358	1,0396
M^1	0,8408	−2,5896
ZYPL	1,3364	0,3111
LNAS	−0,2896	0,9500
LOTE	−1,1656	1,1920
BRCA	−0,5318	−0,0611
ROM	3,0616	−1,0691
ROB	−0,3688	0,6021

A base de ces vecteurs propres, un diagramme fut établi qui représente, pour chaque groupe, le point central et le contour des points extrêmes. La fig. 1 montre ce diagramme pour la première et seconde variable canonique. La troisième n'est pas représentée, puisqu'elle est de moindre importance. Selon la première variable canonique, nous obtenons une distinction nette entre *Hybomys trivirgatus* et *H. univittatus.* Selon la seconde variable canonique, nous obtenons pour les deux espèces une distinction nette, bien que petite, entre les groupes d'âge; le second axe est donc un axe d'âge.

Nous obtenons un résultat analogue, exécutant une analyse canonique avec, pour les deux espèces, deux groupes constitués respectivement par les mâles et les femelles. En ce cas, la première variable canonique contient 98,7 % de la variation totale; la deuxième et troisième variable ont donc une importance encore plus petite que dans l'analyse précédente. Selon la première variable canonique, il existe une séparation entre les deux espèces, et selon la deuxième entre mâles et femelles. Pourtant la différence entre mâles et femelles est très peu marquée. En ce cas, seulement deux des trois variables canoniques sont significativement différentes de zéro.

Analyse discriminante

Utilisant les mêmes groupes et mesures que dans l'analyse canonique, une analyse discriminate a été exécutée afin de déterminer la distance généralisée de Mahalanobis D^2_M et afin d'indiquer les mesures les plus représentatives pour la détermination des deux espèces.

Les mesures les mieux discriminantes sont: la largeur au niveau de l'arcade bizygomatique, la longueur de la rangée des molaires supérieures, la largeur de la plaque zygomatique, la hauteur du rostre au bord antérieur de l'alvéole du M^1 (ROH) et la longueur des fentes palatinales (PAF). Les coefficients de discrimination pour ces deux dernières mesures sont: ROH: $-6{,}96$ et PAF: $-10{,}02$. Si on les emploÿe, il y a une chance de détermination fautive de 1,2%.

La mesure la mieux discriminante est toutefois la distance entre les points extrêmes du processus condylicus et du processus angularis. Les va-

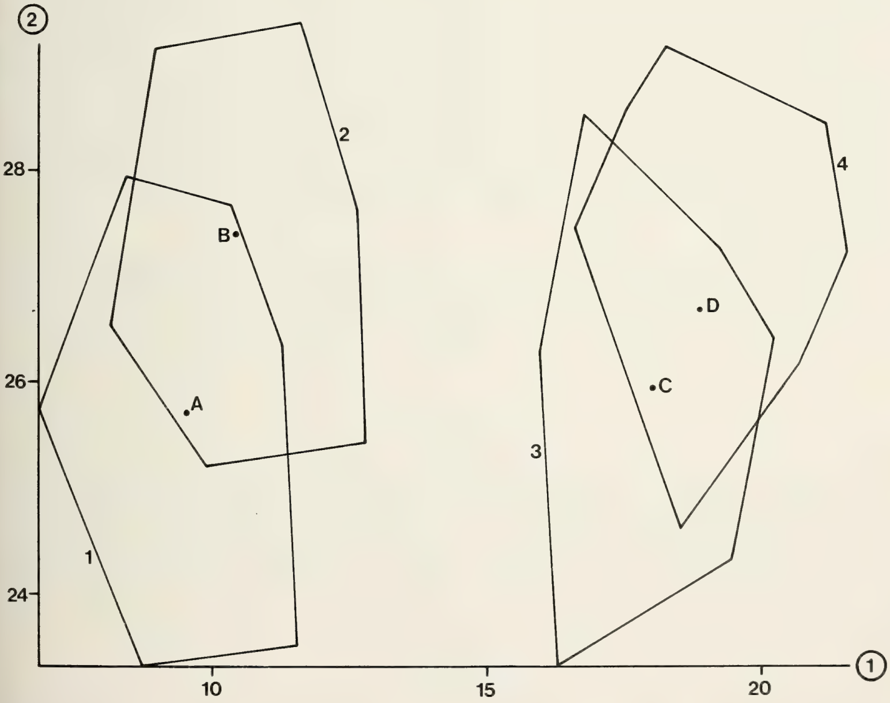


Fig. 1: Analyse canonique avex 17 variables; première variable canonique (1 = abscisse) et deuxième variable canonique (2 = ordonnée); le centre et le contour des points extrêmes pour chaque groupe: A,1 = *Hybomys trivirgatus* classe A; B, 2 = *Hybomys trivirgatus* classe B; C, 3 = *Hybomys univittatus* classe A et D, 4 = *Hybomys univittatus* classe B.

leurs sont 5,90–7,80 mm pour *H. trivirgatus* et 7,85–10,05 mm pour *H. univittatus;* il n'y a donc pas de chevauchement entre les deux expèces. Pourtant cette mesure n'a pas été employée dans l'analyse discriminante, puisqu'elle n'a pu être prise sur tous les animaux. A partir des 17 mesures restantes nous obtenons: $D^2_M = 63{,}55$.

Conclusions

La présente étude avait pour but de déterminer la variation non géographique de *H. univittatus* et *H. trivirgatus* (voir tableau 1). Au sein de chaque espèce, il n'existe qu'un très faible dimorphisme sexuel. Les différences biométriques entre les deux espèces cependant, sont considérables. Les mesures les mieux discriminantes sont: PAF, ZYG, UPTE, ZYPL, ROH et PCPA (voir tableau 1). Pour PCPA il n'y a même pas de chevauchement entre les espèces. La distance généralisée de Mahalanobis entre les deux espèces est assez importante, surtout lorsqu'on compare le résultat avec des études antérieures où la même méthode a été suivie (Van der Straeten, 1979 et 1980). Ceci nous permet de conclure que, sur des bases biométriques également, il est justifié de décomposer le genre en deux sous-genres, à savoir *Hybomys* et *Typomys,* à la seule condition toutefois que des études ultérieures démontreront que chaque sous-genre est constitué de plusieurs espèces. C'est la même conclusion à laquelle Rosevaer (1969) aboutissait, à base de ses données non métriques.

La présente étude servira de base pour l'examen de sous-espèces éventuels au sein des deux espèces et pour la détermination du statut de la forme de *Hybomys* de l'Afrique de l'est.

Remerciements

Nous remercions ici le Dr. L. Bellier et l'O. R. S. T. O. M., qui nous ont offert la possibilité d'étudier le matériel provenant de la Côte d'Ivoire. Ensuite nous remercions Mme B. De Vrij-Van Linden et Mme Ch. Van Eeckhout-Bogaerts pour l'assistance technique. Enfin nous remercions Mme S. De Roo-De Ridder qui a bien voulu traduire le manuscrit.

Résumé

Afin de déterminer la variation biométrique non géographique de *Hybomys trivirgatus* et de *Hybomys univittatus,* une population des deux espèces a été mesurée (voir tableau 1). Les différences biométriques entre les deux espèces sont tellement prononcées, qu'à leur seule base la distinction des deux sous-genres *Typomys* et *Hybomys* est justifiée.

Summary

To define the non-geographic biometric variation of *Hybomys trivirgatus* and *Hybomys univittatus,* a population of both species was examined. The biometric differences between the two species are so important that the recognition of two subgenera, *Typomys* and *Hybomys,* is justified.

Bibliographie

Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv., 83: 1–763.
Ellermann, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. — Trustees of the British Museum, London.
Rosevear, D. R. (1969): The rodents of West-Africa. — Trustees of the British Museum, London.
Thomas, 0. (1910): New African mammals. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 5: 83–92.
— (1911): On new African Muridae. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 7: 378–383.
Van der Straeten, E. (1979): Biometrical relationship between *Praomys –Myomys – Mastomys* and *Myomyscus (=Praomys* -complex) (Mammalia–Muridae). — African Small Mammal Newsletter, 3: 27–30.
— (1980): Étude biométrique de *Lemniscomys linulus* (Afrique Occidentale) (Mammalia, Muridae). — Rev. Zool. afr., 94:185–201.
— & B. Van der Straeten-Harrie (1977): Étude de la biométrie crânienne et de la répartition d'*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) et d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) en Belgique. — Acta zool. pathol. antverp. 69: 169–182.
— & W. N. Verheyen (1978): Taxonomical notes on the West-African *Myomys* with the description of *Myomys derooi* (Mammalia – Muridae). — Z. Säugetierk. 43: 31–41.

Adresse des auteurs: Dr. E. Van der Straeten et Prof. Dr. W. Verheyen, Rijksuniversitair centrum, Laboratorium voor algemene dierkunde, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, Belgique.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Les parentés des *Otomys* du Mont Oku (Cameroun) et des autres formes rapportées à *O. irroratus* (Brants, 1827) (Rodentia, Muridae)

par

FRANCIS PETTER

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

A l'occasion d'un séjour au Cameroun en novembre 1976, M. Lamotte a capturé deux représentants du genre *Otomys* en même temps qu'une petite série d'autres rongeurs et une taupe dorée *Chrysochloris stuhlmanni balsaci* Lamotte & Petter, 1981, dans la prairie d'altitude (3 000 m) du plus haut sommet de «l'archipel montagneux du Cameroun» (Heim de Balsac, 1968), le Mont Oku (6° 15′ N 10° 26′ E). Ces *Otomys* avaient été considérés par Heim de Balsac, qui en avait initié l'étude, comme «apparentés à *O. irroratus* (Brants)» espèce qui est également représentée «sur les principaux reliefs de l'Est africain (Kilimandjaro, Kenya, Kivu, Ruwenzori) à partir de 800 m et jusqu'à 3 500 m». Eisentraut (1969) avait déjà capturé un *Otomys* sur le Mont Oku en même temps que plusieurs espèces de rongeurs et d'insectivores: il avait référé ce spécimen à la forme *burtoni* décrite du Mont Cameroun, elle-même rapportée à *O. irroratus* par Bohmann (1952).

L'un des spécimens collectés par M. Lamotte est subadulte. Son pelage ne se distingue en rien de celui de *O. i. burtoni* du Mont Cameroun. L'autre spécimen est très jeune et son pelage ne peut être valablement comparé.

Ce sont donc essentiellement les conclusions de l'étude des caractéristiques dentaires des *Otomys* du Mont Oku (Cameroun) comparés à ceux du Mont Elgon (Kenya) conservés au Museum de Paris, à ceux de la collection de Bonn, aux nombreux spécimens du Kivu (Zaïre) conservés à Stuttgart, en tenant compte des interprétations de Bohmann, qui font l'objet de cette étude.

Mensurations et caractéristiques des crânes des spécimens du Mont Oku collectés par M. Lamotte:

	Subadulte n° 1980-60	Jeune n° 1981-1370
Longueur occipito-nasale	33,8 mm	28,2 mm
Largeur bi-zygomatique	17,5 mm	—
Largeur inter-orbitaire	4 mm	4,3 mm
Longueur foramens incisifs	5,8 mm	4,5 mm
Longueur surface des molaires	6,9 mm	6,4 mm
M^3	8 lames	7 lames
M_1	5 lames	5 lames

Les incisives inférieures du subadulte ont un sillon profond et une légère dépression de l'émail représentant un deuxième sillon. Le très jeune spécimen (dont les 4 dernières lames de M^3 n'ont pas fait éruption) ne montre que le sillon profond.

Il faut rappeler que les Otomyinae ont été considérés selon les auteurs soit comme des Cricétidés soit comme des Muridés. Récemment, Pocock (1976) a décrit *Euryotomys pelomyoides,* fossile pliocène de Langebaanweg (Afrique du Sud) et a montré que celui-ci pouvait être considéré comme un Muridé engagé dans une voie de spécialisation dentaire pouvant conduire à celle des Otomyinae.

Étude d'ensemble de la variabilité d'*O. irroratus*

Les *Otomys* du Mont Oku sont si proches parents par leur morphologie de ceux qui ont été collectés sur le Mont Cameroun qu'on peut les rapporter sans hésitation à la forme *burtoni* décrite par Thomas en 1918 pour ces spécimens. Bohmann (1952) a rapporté *burtoni* et vingt trois autres formes à *O. irroratus* Brants, 1827 décrit du Cap. Il a considéré cette espèce comme un «rassenkreis» dont la répartition s'étendrait depuis l'extrême sud de l'Afrique sur tout le sud et l'est de ce continent, et de l'ouest de la Rhodésie jusqu'à l'Angola et au Cameroun. Ainsi considéré, *O. irroratus* se distingue assez bien, par les caractères du crâne, le nombre de lames des molaires et les sillons des incisives, de sept autres espèces d'*Otomys* (*unisulcatus, slogetti, littledalei, brantsii, denti, tugulensis, karoensis*) avec lesquelles on peut la rencontrer. Par contre *O. irroratus* se distingue mal (si on tient compte de la variabilité interne des formes qui lui sont rapportées) des autres formes auxquelles Bohmann a accordé un statut spécifique: *anchietae, typus* et *laminatus.*

Dieterlen (1968) a étudié les *Otomys* qui vivent dans les environs du lac Kivu au Zaïre, et, en suivant la classification de Bohmann, il y a reconnu deux espèces: *O. irroratus* et *O. denti* qui se distinguent par leur pelage, leur morphologie crânienne et dentaire et par leur mode de vie. *O. denti* vit surtout en forêt primaire de montagne, en forêt de bambous et aussi en forêt secondaire et dans les marais qui dépendent de la forêt. Sa répartition est limitée au «Graben» depuis le Ruwenzori jusqu'au Kivu, et au massif d'Usumbara en Tanzanie. Il paraît se nourrir surtout d'écorce, de racines et de bulbes. *O. irroratus,* qui est un mangeur d'herbe, habite surtout les prairies de montagne au dessus de la forêt et les zones marécageuses, et d'une façon générale tous les endroits où il peut trouver de la nourriture toute l'année, comme les zones de savane cultivées et laissées en friche dense.

O. irroratus a un massif nasal surbaissé qui forme une angulation avec la surface fronto-pariétale du crâne, un peu à la façon d'*Arvicanthis blicki,* ce qui le différencie bien d'*O. denti* dont le profil est plus régulièrement convexe. L'extrémité distale des os nasaux est plus large chez *O. irroratus* que chez *O. denti.* Les incisives supérieures de *O. irroratus* ont un rayon de courbure plus court que celles d'*O. denti* et elles ont tendance à être opisthodontes et fortes. Les incisives inférieures d'*O. denti* sont creusées d'un seul sillon profond; celles d'*O. irroratus* montrent un sillon très ouvert près du tiers externe de la dent, tandis que la partie interne est plus ou moins déprimée en son milieu: cette dépression peut être à peine visible ou au contraire devenir un sillon aussi profond que le premier, notamment chez les spécimens adultes capturés en altitude (comme on peut le constater sur les quelques individus collectés par Dieterlen à 4000 m sur le Mont Kivu).

Selon Bohmann, chez *O. irroratus* le nombre des lames de la M^3 varie de 6 à 7 et même 8, tandis que le nombre des lames de la M_1 serait invariablement de 4; en fait, dans une même population, la variation est habituellement faible. Plusieurs centaines de spécimens collectés par Dieterlen au Kivu ont 8 lames, la dernière étant généralement très réduite; un spécimen du sommet (n° 20798), cependant, en a 9. Sur une petite série collectée sur le Mont Elgon (Muséum de Paris), trois individus ont 7 lames et un en a 8; sur la même série un individu très adulte montre exceptionnellement 2 sillons nets sur les incisives inférieures et deux autres spécimens présentent 5 lames sur la M_1, ce qui n'a été constaté sur aucun des nombreux spécimens du Kivu.

C'est bien une variabilité de ce type que l'on retrouve sur certains spécimens du Cameroun rapportés à *O. irroratus burtoni.* En particulier le n° 69218 (439) du Musée de Bonn capturé au camp IV par M. Eisentraut le 28-1-1967, qui présente, comme la plupart des spécimens du Kivu, des incisives dont le 2ème sillon est à peine indiqué et 8 lames sur la M^3 , a 6 lames sur la M_1 au lieu de 4. Les deux crânes du Mont Oku dont l'un est si jeune que toute la partie postérieure de la M^3 était encore sous la gencive, avaient respectivement 7 et 8 lames sur la M^3 et 5 lames sur la M_1. Les incisives du spécimen le moins jeune montrent une légère dépression comme c'est le cas chez les *O. irroratus* du Kivu.

Un nombre de lames de M_1 supérieur à 4 a été remarqué par Thomas sur *O. anchietae* (Bocage, 1882), décrit d'Angola (Caconda), et il a pour cela créé le sous-genre *Anchotomys.* Bien qu'il n'ait pas accordé de valeur subgénérique à ce caractère, Bohmann a considéré cette espèce comme indépendante du «rassenkreis» *irroratus.* Il en a fait de même pour *O. laminatus* Thomas & Schwann, 1905, décrit du Natal, pour lequel Thomas avait également créé un sous-genre, *Lamotomys,* en rapport avec le nombre élevé de lames de la M^3 (9 à 10) et de la M_1 (5 à 6). *O. laminatus* et *O. anchietae* cependant, par l'ensemble de leurs caractères, semblent bien devoir être également rapportés au «rassenkreis» *irroratus.* Il semble bien qu'il faille également, comme l'a suggéré Dieterlen, rapporter *O. typus* (Heuglin, 1877), décrit des Hauts Plateaux d'Ethiopie, au même «rassenkreis», malgré la variabilité de pigmentation du pelage, puisque sa M^3 (8 lames), sa M_1 (4 lames) et ses incisives (2 sillons bien marqués) ne permettent pas de distinguer les crânes de cette forme de ceux des spécimens collectés au sommet du Mont Kivu.

Otomys irroratus, espèce polymorphe

On doit ainsi finalement reconnaître l'existence d'une espèce polymorphe *O. irroratus* comprenant, en plus des vingt-trois formes que lui a attribuées

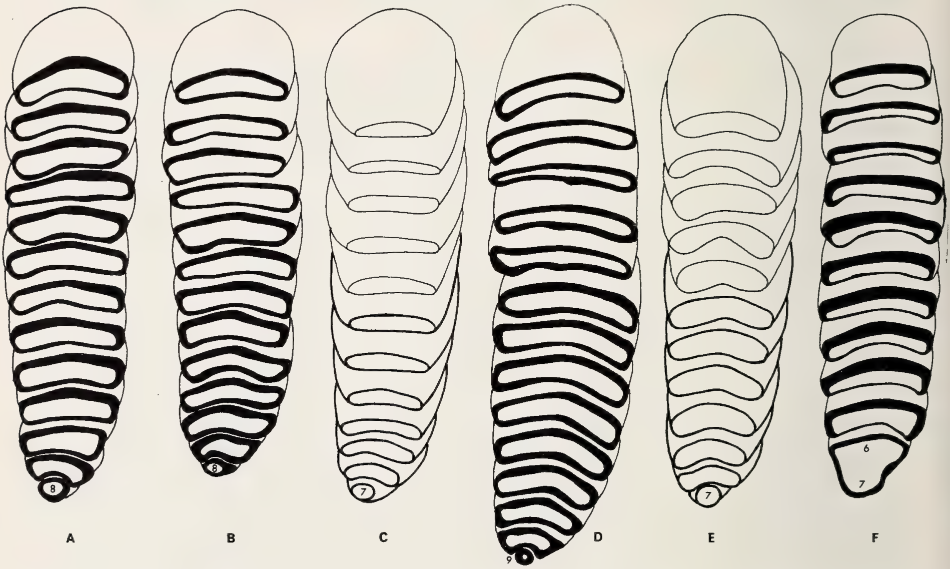


Fig. 1 — Dessin de l'émail sur la surface d'usure des molaires d'*Otomys irroratus.* Rangée supérieure. — A : *O. i. burtoni,* Mont Cameroun, Cameroun, Lager IV, Coll. Eisentraut n° 439; M^3 à 8 lames. — B : *O. i. burtoni,* Mont Oku, Cameroun, Coll. Lamotte, MNHN, C. G. 1980–60; M^3 à 8 lames. — C : *O. i. burtoni,* Mont Oku, Cameroun, Coll. Lamotte, MNHN, C. G. 1981–1370; M^3 à 7 lames. — D : *O. i. irroratus,* Kivu, Zaïre, Coll. Dieterlen, Musée de Stuttgart n° 20798; M^3 à 9 lames. — E : *O. i. elgonis,* Mont Elgon, Kenya, MNHN, C. G. 1933–2766; M^3 à 7 lames. — F: *O. i. elgonis,* Mont Elgon, Kenya, MNHN, C. G. 1933–2765; M^3 à 7 lames.

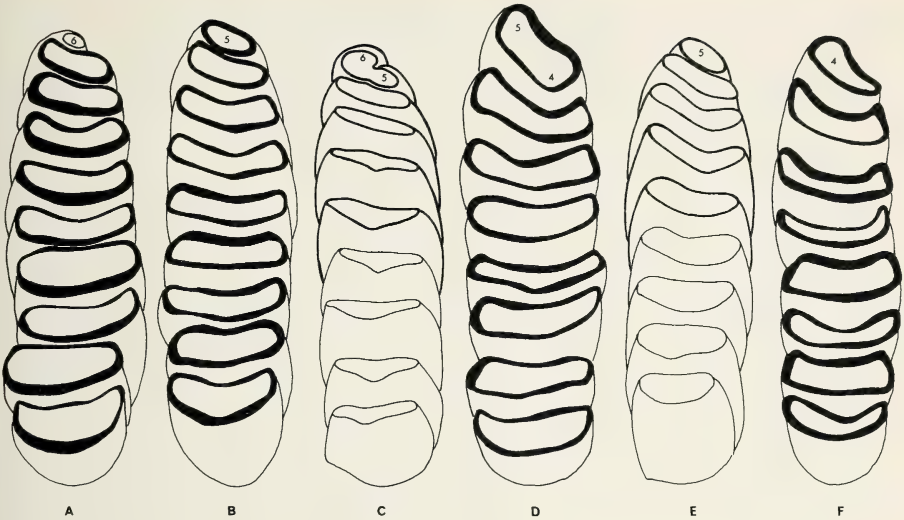


Fig. 2. — Dessin de l'émail sur la surface d'usure des molaires d'*Otomys irroratus*. Rangée mandibulaire. Mêmes spécimens que la fig. 1. — A: M_1 à 6 lames; B: M_1 à 5 lames; C: M_1 à 5–6 lames; D: M_1 à 4–5 lames; E: M_1 à 5 lames; F: M_1 à 4 lames.

Bohmann, celles qu'il a rapportées à *O. anchietae, O. typus* et *O. laminatus.*

Si l'on admet cette conception, on ne peut plus suivre les conclusions proposées par Bohmann concernant la progression de certains caractères en fonction de la répartition géographique, du sud vers le nord. On constate en réalité qu'il existe au sud de l'Afrique, à la fois les formes qui ont sur M^3 le plus de lamelles (*laminatus* et formes voisines : 9 lamelles) et celles qui en ont le moins (*auratus, randensis* et *cupreus* : 6 lamelles). Si l'on connaît des crânes avec 6 lamelles sur M^3 au Mont Elgon (selon Lönnberg & Gyldenstolpe 1925, in Bohmann 1952) [1]), il y en existe aussi avec 7 et 8 lamelles (série du Muséum de Paris). Certains spécimens de la série d'Abyssinie du British Museum ont 9 lamelles comme le spécimen du sommet du Mont Kivu (n° 20798) du Musée de Stuttgart.

Pour ce qui est des incisives inférieures, Bohmann considère à juste titre que les formes qu'il rapporte à *typus* pour d'autres raisons pourraient être rapportées au «rassenkreis» d' *O. irroratus.* On a vu en effet que certains individus collectés au sommet du Mont Kivu avaient 2 sillons nets sur les incisives inférieures et qu'ils ne différaient, ni par ce caractère ni par les autres particularités morphologiques de leur crâne, des *typus* d'Éthiopie. En ce qui concerne la M_1, on a vu aussi que, si le nombre de 4 lames est le plus fréquent, on observe 5 et 6 lames sur *laminatus* du Natal, *anchietae* d'Angola et *burtoni* du Mont Cameroun et du Mont Oku.

---

[1]) Bohmann n'a pas vu ces spécimens. Peut-être s'agit-il d'une population d'*O. denti* sympatrique de la population d'*O. irroratus,* situation comparable à celle du Mont Kivu.

Hypothèses sur l'isolement des populations d'*O. irroratus*

Un certain nombre d'espèces de mammifères ont des aires de répartition disjointes, d'une part sur le Mont Cameroun et sur le Mont Oku, d'autre part sur les montagnes d'Afrique orientale et centrale. Des oiseaux et des reptiles y sont également isolés, comme sur de véritables îles. Eisentraut (1969) a fait l'historique des travaux qui leur ont été consacrés et il a rappelé l'interprétation qui en était généralement donnée. Les périodes glacières et interglaciaires correspondent en Afrique à des périodes pluviales et interpluviales, le dernier pluvial correspondant au Würm. L'abaissement de la température qui a accompagné les périodes pluviales aurait permis à différentes reprises l'installation au pied des montagnes, de la végétation que nous connaissons actuellement au sommet de celles-ci, et il y aurait eu alors une continuité de peuplement des espèces qui vivaient dans un tel milieu de l'est à l'ouest de l'Afrique, continuité de peuplement comparable à celle des savanes actuelles. Le même auteur rappelle que dans les lieux de capture des *Otomys* sur le Mont Cameroun, la température varie de 11° à 23° à 2260 mètres d'altitude et de 9°,5 à 15° à 3000 mètres, l'humidité relative variant de 34 à 95 %.

On peut estimer par ailleurs que l'abaissement de la température moyenne annuelle nécessaire pour avoir provoqué une telle modification du couvert végétal de la zone où s'étendent actuellement des savanes soudano-guinéennes, entre le Cameroun et le Graben est-africain, est de plus de 10°; un tel avatar climatique aurait pu intervenir il y a moins d'une centaine de milliers d'années ce qui expliquerait la très faible différenciation morphologique des formes du Cameroun malgré leur isolement (Lamotte & Petter 1981).

Il ne faut cependant pas oublier qu'on rencontre encore des peuplements d'*O. irroratus* à des altitudes moindres que celle du Mont Oku dans le sud-est du Soudan, et que cette espèce occupe, dans le sud de l'Afrique, des zones de savanes et de steppes semi-désertiques dont le climat est peu différent de celui des savanes soudano-guinéennes actuelles. Pour expliquer de tels faits on peut envisager la possibilité qu'il existe deux «espèces» dans le «rassenkreis» *irroratus*; une première série de formes appartiendraient à une espèce adaptée à une végétation «froide», existant encore à l'état rélictuel au sommet des montagnes du Cameroun et du Graben, et une autre série de formes seraient référables à une autre espèce adaptée au climat des savanes du sud de l'Afrique.

On peut aussi envisager une autre hypothèse: *O. irroratus* ayant une aptitude égale à vivre dans les deux types de milieux serait limité, dans ses possibilités d'occuper les savanes du nord, par la concurrence active d'autres rongeurs, comme par exemple *Arvicanthis niloticus* qui a un mode de vie comparable mais une stratégie de reproduction très différente, et qui occupe très activement comme le remarque Kingdon (1981), la «niche» herbivore dans les savanes équatoriales. Dieterlen (1968) a montré que la durée de gestation d'*O. irroratus* au Kivu est longue et sa fécondité très faible (1,37 jeunes par portée) bien que des mises-bas puissent se succéder plusieurs fois dans l'année. *A. niloticus*, par contre, a une durée de gestation de 23 jours et une forte fécondité (5 à 6 jeunes par portée) qui permet des densités de peuplement élevées (Poulet 1981).

Les habitats d' *O. irroratus burtoni* dans les prairies d'altitude du Mont Cameroun et du Mont Oku pourraient n'être alors que des zones «refuges» dans lesquelles ces rongeurs subsisteraient grâce à l'absence de concurrence, les espèces plus prolifiques n'ayant pas pu coloniser de tels milieux, du fait du climat qui y règne.

Quoi qu'il en soit, l'identité réelle de chacune des formes du «rassenkreis» *O. irroratus* reste à établir. La datation relative de la séparation des populations qui en sont actuellement isolées ne pourra vraisemblablement pas être établie avant qu'on utilise sur ces animaux les méthodes biologiques modernes d'identification (caryologie, banding, électrophorèse des protéines, séquences d'acides-aminés).

Résumé

L'étude des caractéristiques dentaires comparées de spécimens d'*Otomys irroratus* du Cameroun (Mont Oku) et de l'est de l'Afrique, permet d'élargir les limites de variabilité de l'espèce et d'ajouter à ce «rassenkreis» trois formes que Bohmann considérait comme des espèces distinctes. Dans ces conditions le polymorphisme d'*O. irroratus* ne paraît pas être orienté, comme le suggérait Bohmann, selon un gradient sud-nord. Plusieurs hypothèses relatives à l'isolement «insulaire» de certaines populations d'*O. irroratus* dans des prairies de montagne sont envisagées.

Zusammenfassung

Der Vergleich von Zahnmerkmalen der Ratte *Otomys irroratus* aus Kamerun (Mt. Oku) und aus Ostafrika erlaubt es, die Grenzen der Variabilität der Art zu erweitern und in diesen „Rassenkreis" drei Formen einzugliedern, die von Bohmann (1952) als verschiedene Arten angesehen wurden. Unter diesen Bedingungen scheint der Polymorphismus von *O. irroratus* nicht allein an einem Süd-Nord-Gradienten orientiert, wie von Bohmann angenommen wurde. Mehrere Hypothesen über die inselartige Isolation verschiedener Populationen von *O. irroratus* in den Bergsavannen werden in Betracht gezogen.

Summary

The comparative study of dental characteristics of specimens of *Otomys irroratus* from Cameroon (Mt Oku) and eastern Africa allows us to enlarge the limits of the species variability and to add to this "rassenkreis" three forms considered by Bohmann as distinct species. This having been shown, the polymorphism of *O. irroratus* does not seem to be oriented along a south-north gradient as suggested by Bohmann. Some hypotheses concerning "insulary" isolation of *O. irroratus* populations in high altitude meadows are suggested.

Bibliographie

Bohmann, J. (1952): Die afrikanische Nagergattung *Otomys* F. Cuvier. — Z. Säugetierk. 18: 1–80.

Dieterlen, F. (1968): Zur Kenntnis der Gattung *Otomys* (Otomyinae; Muridae; Rodentia). Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie zentralafrikanischer Formen. — Z. Säugetierk. 33: 321–352.

Eisentraut, M. (1969): Gibt es in West-Afrika eine auf Montangebiete beschränkte Säugetierfauna? — Bonn. zool. Beitr. 20: 325–334.

Heim de Balsac, H. (1968): Considérations préliminaires sur le peuplement des montagnes africaines par les Soricidae. — Biologia gabonica 4: 299–323.

Kingdon, J. (1981): Where have the colonists come from? A zoogeographical examination of some mammalian isolates in eastern Africa. — Afr. J. Ecol. 19: 115–124.

Lamotte, M., & F. Petter (1981): Une taupe dorée nouvelle du Cameroun (Mt Oku, 6° 15′N, 10° 26′ E): *Chrysochloris stuhlmanni balsaci* ssp. nov. — Mammalia 45: 43–48.

Pocock, T. N. (1976): Pliocene mammalian microfauna from Langebaanweg: a new fossil genus linking the Otomyinae with the Murinae. — S. Afr. J. Sci. 72: 58–60.

Adresse de l'auteur: Dr. F. Petter, Muséum national d'Histoire naturelle, Zoologie, Mammifères et Oiseaux, 55, Rue de Buffon, F-75005 Paris.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Die Wildpferde aus der magdalénienzeitlichen Station Saaleck am Fuße der Rudelsburg in Thüringen

von

GÜNTER NOBIS

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Nacheiszeitliche Wildpferde in Zentraleuropa (zusammenfassender Überblick)

Zur Beantwortung der Frage autochthoner Domestikationszentren von Wildpferden in Eurasien ist das Studium von Primärmaterial aus spätpleistozänen und frühholozänen Schichten besonders wichtig.

So konnte Nobis (1971) eindeutig nachweisen, daß die jungpleistozänen Wildpferde Eurasiens, wahrscheinlich umweltbedingt, einem kontinuierlichen Wandlungsprozeß unterlagen, den auch Musil (1974) erfassen und bestätigen konnte: Neben einer Abnahme der allgemeinen Körpergröße und der Kauflächengröße von Zähnen unterlag auch das Schmelzfaltenbild und einzelne Skelettelemente anscheinend regellosen Veränderungen, die zu Disharmonien einzelner Körpersysteme führten, sich aber sekundär wieder harmonisierten.

Unter Berücksichtigung morphologischer und metrisch faßbarer Merkmale wurden die zeitlich vergleichbaren Wildpferde des Jungpleistozäns zur Art *Equus ferus* Boddaert, 1785 zusammengefaßt. Nach meinen Untersuchungen ist diese Art durch progressive Größenminderung aus Wildpferden des eurasiatischen Mittelpaläolithikums, dem *Equus remagensis*, hervorgegangen.

Das osteuropäische Wildpferd des Jungpaläolithikums wird als Subspezies *Equus ferus ferus* vom zentral- und westeuropäischen, der Unterart *Equus ferus solutreensis*, taxonomisch getrennt (Nobis). Weitere Untersuchungen ergaben, daß die magdalénienzeitlichen Wildpferde von Feldkirchen-Gönnersdorf am Nordrand des Neuwieder Beckens auf der Mittelterrasse des Rheins (Bosinski, 1981) zwar kleiner als Solutrépferde waren, in ihren Zahnbesonderheiten aber noch gut mit jenen übereinstimmten. Dies rechtfertigt die Annahme, in den Gönnersdorfer Equiden eine „Zwergform" der Solutrépferde zu sehen (Nobis, 1973); eine Bestätigung dieses Postulats war wünschenswert.

Dies ist nun durch das Studium eines weiteren magdalénienzeitlichen Equidenmaterials aus der Station Saaleck gegeben, das mir Professor G. Bosinski vom Institut für Ur- und Frühgeschichte in Köln zur wissenschaftlichen Bearbeitung überließ.

Nach 1971 wurde weiteres Equidenmaterial aus mitteleuropäischen Fundorten publiziert und hier zum Vergleich herangezogen: Pekárna g (h) aus dem Mährischen Karst (Musil, 1969), Kniegrotte in Thüringen (Musil, 1974), Lausnitz in der Orlasenke (Teichert, 1963), Bad Frankenhausen (Teichert, 1971) und aus der Brillenhöhle bei Blaubeuren in der Schwäbischen Alb (Boessneck & v. d. Driesch, 1973). Ferner wurde noch das Wildpferdmaterial aus zwei osteuropäischen Stationen, Sungir bei Wladimir und Bruszeni/Moldau (Nobis, 1971), vergleichend betrachtet.

Material

In der magdalénienzeitlichen Station Saaleck wurden ausschließlich Zahn- und Knochenreste von Wildpferden geborgen.

Insgesamt waren es 278 Backenzähne (Prämolaren und Molaren), mindestens 33 Schneidezähne (Incisivi) und ein Eckzahn (Caninus). Im einzelnen konnten folgende Zähne bestimmt werden:

Oberkieferzähne: 6 P^2 (5 s, 1 d) [1]), 16 P^3/P^4 [2]) (6, 10), 21 M^1/M^2 (14, 7), 13 M^3 (5, 8).

Unterkieferzähne: 5 P_2 (2, 3), 13 P_3/P_4 (7, 6), 17 M_1/M_2 (10, 7) und 7 M_3 (2, 5).

Vom Skelett standen folgende Knochen zur Verfügung:

3 Phalanx I (ant. et post.), 1 Phalanx II, 1 Humerus-Trochlea, 2 Metacarpalia III distal, 1 Tibia distal, 2 Calcanei und 1 Talus.

Die methodische Erfassung erfolgte nach Nobis (1971).

Anzahl der Tiere, individuelles Tötungsalter und Jagdzeit

Eine größere Zahl von Schneidezähnen ermöglichte zunächst die Anzahl der erbeuteten Tiere zu ermitteln; sie beträgt etwa 20 Wildpferde. Dem Abrasionsgrad zufolge war das individuelle Tötungsalter bei 1 Ex. 6–8 Monate, 2 Ex. $1^1/_2$ Jahre, 3 Ex. $2^1/_2$ Jahre, 1 Ex. $3^1/_2$ Jahre, 4 Ex. $4^1/_2$ Jahre, 3 Ex. $6^1/_2$ Jahre, je 1 Ex. 8, 10, 12–13 und 17–18 Jahre; ein Tier war sehr alt.

Da im Gesamtmaterial nur ein Eckzahn (Caninus) gefunden wurde, liegt es nahe, anzunehmen, daß überwiegend jüngere Stuten erbeutet wurden.

---

[1]) s/d = sinister/dexter

[2]) Die 3. und 4. Prämolaren sowie die 1. und 2. Molaren des Ober- und Unterkiefers wurden summarisch behandelt.

Tabelle 1: Die Maße der Phalanx I und II (ant. et post.) von Wildpferden aus Saaleck im Vergleich zu Tieren anderer Stationen

Phalanx I ant. et post.

Ort:	Saaleck			Andernach		Gönnersdorf		Pekárna (nur posterior)		Lausnitz	
Maße:	i 6	ohne	G r	min	max	min	max	min	max	min	max
1. größte Länge	79,0	76,5	86,0	73,5	79,5	74,0	86,0	77,7	86,1	76,0	83,0
2. größte Breite proximal	53,0	52,0	56,0					49,9	57,8		
3. größte Breite distal	(42,0)	43,5	46,0					44,0	47,7		
4. kleinste Breite Diaphyse	36,5	34,0	35,0	34,0	36,0	33,0	39,0	33,3	37,1	31,0	34,0
5. Tiefe proximal	34,5	35,5	36,0					33,0	38,0		

Ort:	Bad Franken-hausen		Brillenhöhle Schicht IV				Sungir		Buszeni	
Maße:							min	max	min	max
1. größte Länge	74,0	74,0	—	81	(81)	(77)	84,5	95,5	83,0	97,0
2. größte Breite proximal			(57,0)	53,0	—	(52,0)				
3. größte Breite distal			—	47,0	47,0	46,5				
4. kleinste Breite Diaphyse			39,0	34,5	—	35,0	36,0	42,0	38,0	42,0
5. Tiefe proximal			34,5	34,5	(34,0)	37,0				

Phalanx II ant. et post.

	Saal-eck	Gönners-dorf		Pekárna		Lausnitz		Bad Fran-kenhausen		Brillenhöhle Schicht IV		Sungir		Bruszeni	
		min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max
größte Breite proximal	54,0	51,0	58,0	48,0	59,2	47,0	57,0	48,0	54,0	53,5	54,5	56,0	59,0	54,0	62,0

Zum gleichen Ergebnis kommt Teichert (1963, 1971) bei den Untersuchungen der magdalénienzeitlichen Wildpferdstationen Lausnitz in der Orlasenke, die ca. 50 km südlich und Bad Frankenhausen, die ca. 50 km nördlich von Saaleck liegen. Teichert meint in diesem Zusammenhang, daß die kräftigeren Hengste mit den damals üblichen Jagdwaffen nicht so leicht zu erlegen waren, was bei der Spezialisierung der damaligen Menschen auf die Jagd nach Wildpferden noch zu prüfen ist.

Interessant ist aber das Tötungsalter mit einer wahrscheinlichen Häufung $^{1}/_{2}$jähriger Pferde. Unter der Voraussetzung, daß die Wildpferdstuten damals überwiegend im Frühjahr fohlten, ist somit an den Herbst als Hauptjagdzeit zu denken. Auch in der Station Lausnitz kommt es zu einer Häufung ähnlich alter Tiere (Teichert).

Osteometrischer Vergleich

Skelett

Zunächst sollen die wenigen Skelettreste von Saaleckpferden mit den angegebenen Vergleichsstationen verglichen werden (s. Tabellen 1–3):

Die Maße aller zur Verfügung stehenden Röhrenknochen der Saalecktiere liegen innerhalb der Variationsbreiten zentraleuropäischer Wildpferde aus der Kniegrotte, aus Lausnitz, Bad Frankenhausen und der Brillenhöhle. Die Calcanei von Gönnersdorf- und Pekárnaequiden (Schicht h) sind dagegen etwas größer.

Tabelle 2: Die Maße des Humerus und Metacarpus III von Wildpferden aus Saaleck im Vergleich zu Tieren anderer Stationen

Humerus	Saaleck	Gönnersdorf		Pekárna		Kniegrotte		Lausnitz		Sungir		Bruszeni	
		min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max
Breite der Trochlea	73,0	(73,0)	78,0	75,0	78,1	69,9	77,4	67,0	—	82,0	84,5	—	87,0

Metacarpus III	Saaleck		Kniegrotte		Lausnitz		Sungir		Bruszeni	
	Z 6	Gr.	min	max	min	max	min	max	min	max
größte Breite distal	47,5	49,0	46,2	50,1	47,0	—	51,5	55,0	52,0	59,5

Tabelle 3: Die Maße der Tibia, des Calcaneus und Talus von Wildpferden aus Saaleck im Vergleich zu denen anderer Stationen

Tibia	Saaleck	Knie-grotte		Brillen-höhle Schicht IV	Sungir		Bruszeni	
	i 6	min	max		min	max	min	max
Größte Breite distal	81,2	65,5	74,4	(70,0)	76,0	78,0	77,0	87,5

Calcaneus dext. et sin.	Saaleck		Gönners-dorf		Pekárna		Knie-grotte		Lausnitz		Bad Franken-hausen		Brillen-höhle Schicht IV		Sungir		Bruszeni	
	1	2	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max
1. größte Länge	98,5	102,5	101,0	108,0	103,3	111,3	101,7	110,2	—	105,0	—	103,0	—	104,5	—	—	115,3	118,0
2. größte Breite	52,5	52,5	48,5	53,0	43,4	51,5	44,5	51,3	45,0	50,0	48,0	49,0	50,0	51,5	56,0	57,0	59,0	60,0

Talus	Saaleck	Pekárna		Knie-grotte		Lausnitz		Bad Franken-hausen		Brillen-höhle Schicht IV	Sungir		Bruszeni	
	C 5	min	max	min	max	min	max	min	max		min	max	min	max
Größte „Höhe“	57,5	(59,4)	(64,2)	(54,5)	(62,7)	52,0	60,0	53,0	59,0	59,5	60,5	65,0	62,0	68,0

Damit bestätigen die Wildpferde von Saaleck die von Nobis (1973) vorgelegten Befunde, daß im Magdalénien Zentral- und Westeuropas „Zwergformen" der Solutrépferde *Equus ferus solutreensis* mit einer Widerristhöhe um 134,0 cm lebten. Dies lehren auch die Angaben von Musil (1974) über die Wildpferde aus der Kniegrotte, die er „als die kleinsten Pferde bezeichnet, die bisher aus der letzten Eiszeit bekannt sind". Und Boessneck & v. d. Driesch (1973) identifizieren den Pferdetyp aus der jüngsten Schicht der Brillenhöhle mit *„Equus przewalskii"*, „wenn man eine weitgefaßte Bedeutung dieses Begriffs vor Augen hat". Nach den Untersuchungen von Nobis (1971) und Musil (1974) handelt es sich hier jedoch um konvergente Erscheinungen, wie sie bei Subspezies von Säugetieren häufiger an Arealgrenzen, in unserem Falle zwischen *Equus ferus solutreensis* (Zwerg-

Tabelle 4: Maße von Oberkieferzähnen; L = Zahnlänge; B = Zahnbreite; LPc = Protoconlänge; IPc = Index aus: $\frac{\text{LPc}}{\text{L}} \times 100$; s = sin.; d = dext.

P^2

Quadrat	L	B	LPc	IPc	s/d
ohne	38,0	28,0	—	—	d
y 6–z 6	35,5	26,5	—	—	s
ohne	37,0	25,4	11,0	29,73	s
n = 3	—	—	—	—	2/1
M	36,83	26,63	11,0	29,73	—

P^3/P^4

Quadrat	L	B	LPc	IPc	s/d
ohne	30,5	29,0	16,5	54,10	s
ohne	30,0	29,7	14,0	46,67	d
Z 6	30,0	—	14,3	47,67	d
Z 6	29,0	29,5	14,5	50,00	s
Z 6	28,0	29,5	14,8	52,86	d
Z 6	27,5	27,5	13,0	47,27	d
Gr	30,3	29,6	15,2	50,17	d
Gr	32,0	29,0	15,3	47,81	d
ohne	28,5	26,7	14,5	50,88	s
Gr	31,5	30,5	15,0	47,62	s
n = 10	—	—	—	—	4/6
M	29,73	29,00	14,71	49,51	—

M^1/M^2

Quadrat	L	B	LPc	IPc	s/d
Z 6	27,5	28,7	14,0	50,91	d
Z 6	28,5	28,0	14,5	50,88	s
ohne	28,3	25,7	14,2	50,18	d
K 5	27,0	29,0	15,0	55,56	s
Z 6	26,6	26,4	13,1	49,25	d
Z 6	26,3	27,0	15,5	58,94	d
Z 6	24,7	26,0	13,7	55,47	d
Z 6	25,5	25,7	15,1	59,22	s
Z 6	25,2	25,2	14,5	57,54	d
K 5	27,7	29,0	14,4	53,07	s
K 5	(28,0	27,0	10,0!	35,71	s)
K 5	24,5	26,5	14,9	60,82	d
Gr	25,0	25,7	—	—	d
i 6	—	26,2	13	—	d
n = 14	—	—	—	—	5/9
M	26,52	26,86	14,02	54,71	—

M^3

Quadrat	L	B	LPc	IPc	s/d
Z 6	28,7	23,5	15,8	55,05	d
K 5	25,4	22,5	14,0	55,12	s
Z 6	28,4	22,4	14,7	51,76	d
y 6–Z 6	24,5	21,5	13,0	53,06	d
ohne	25,0	20,7	13,4	53,60	d
53	27,0	21,5	12,0	44,44	d
ohne	25,7	24,7	14,2	55,25	s
i 6	25,5	22,5	14,0	54,90	d
n = 8	—	—	—	—	2/6
M	26,28	22,41	13,89	52,90	—

form) und *E. ferus przewalskii*, eines weiten Verbreitungsgebietes auftreten können.

Die Maßangaben der Wildpferde aus den beiden osteuropäischen Stationen Sungir und Bruszeni sind dagegen deutlich größer. Sie bestätigen, daß im Verbreitungsgebiet der Subspezies *Equus ferus ferus*, also in Osteuropa, Wildpferde unter optimaleren Lebensbedingungen Widerristhöhen von

1,48 bis 1,54 m erreichten. Diese durch Größenzunahme aus dem *Equus ferus ferus* hervorgegangene Subspezies wird als *Equus ferus gmelini* bezeichnet (Nobis).

Zähne

Wichtige Hinweise auf die Homogenität einer Pferdegruppe konnte Musil (1974) aus detaillierten morphologischen und metrischen Zahnstudien an den Tieren aus der Kniegrotte erarbeiten. — Wie steht es mit den Zahnbesonderheiten der Saaleckequiden?

Tabelle 5: Maße von Unterkieferzähnen; IL = Innenpfeilerlänge; ILI = Index $\frac{IL}{L}$

P_2

Quadrat	L	B	IL	ILI	s/d
i 6	34,0	15,0	15,7	46,18	s
ohne	33,0	16,2	—	—	d
C 5	32,7	16,0	15,8	48,32	d
Gr	31,0	15,5	15,9	51,29	s
n = 4	—	—	—	—	2/2
M	32,68	15,68	15,80	48,60	—

P_3/P_4

Quadrat	L	B	IL	ILI	s/d
i 6	29,0	19,0	17,1	58,97	s
Z 6	29,5	18,6	19,5	66,10	s
ohne	30,0	20,0	17,0	56,67	s
G r	32,0	18,7	(12,7)	—	d
Z 6	29,6	17,0	17,2	58,11	s
ohne	28,6	21,3	16,7	58,39	s
K 5	28,2	19,2	15,2	53,90	d
K 5	30,7	(18,0)	16,7	54,40	d
Y 6–Z 6	28,5	16,7	15,0	52,63	s
Y 6–Z 6	28,0	17,9	16,3	58,21	d
K 5	28,0	18,1	16,7	59,64	d
Z 6	29,7	18,6	15,7	52,86	s
Z 6	30,0	17,8	13,4	44,67	d
n = 13	—	—	—	—	7/6
M	29,37	18,53	16,09	56,21	—

M_1/M_2

Quadrat	L	B	IL	ILI	s/d
Z 6	27,0	16,5	13,0	48,15	s
Z 6	(25,5)	(14,0)	13,7	—	d
Z 6	27,1	14,6	—	—	d
Z 6	26,5	15,4	13,0	49,06	s
Z 6	26,3	15,7	14,3	54,37	s
Z 6	27,8	19,0	14,7	52,88	s
G r	26,8	18,4	14,5	54,10	s
G r	26,0	17,8	14,0	53,85	d
Z 6	26,3	16,3	14,9	56,65	s
C 5	(29,5)	(17,5)	16,2	—	s
i–k 6–7	25,0	14,0	12,4	49,60	d
Y 6–Z 6	26,5	14,6	13,2	49,81	s
ohne	27,0	15,8	14,0	51,85	s
K 5	26,5	18,7	14,6	55,09	d
K 5	28,8	18,9	17,7	61,46	s
53	26,0	16,0	14,0	53,85	d
ohne	28,8	16,0	15,0	52,08	d
n = 17	—	—	—	—	10/7
M	26,91	16,42	14,33	53,06	—

M_3

Quadrat	L	B	IL	ILI	s/d
Z 6	33,0	13,8	15,2	46,06	s
G r	32,5	14,2	12,1	37,23	s
ohne	34,7	14,4	—	—	d
Y 6–Z 6	30,3	13,3	12,6	41,58	d
G r	33,7	15,2	13,4	39,76	d
n = 5	—	—	—	—	2/3
M	32,84	14,18	13,33	41,16	—

In den Tabellen 4 und 5 werden die Einzelmaße an Ober- und Unterkieferzähnen sowie deren Protocon- und Innenpfeilerindices wiedergegeben.

Ein Vergleich der Mittelwerte von Oberkieferzähnen mit jenen der Vergleichsstationen (s. Tabelle 6) lehrt, daß die Saalecktiere — mit Ausnahme des M^3 — am besten mit jenen aus der Kniegrotte (P^2–M^2) übereinstimmen.

Die Oberkieferzähne aus der Schicht h der Pekárna-Höhle sind fast durchweg größer, die aus Lausnitz und Bad Frankenhausen kleiner.

Tabelle 6: Vergleich der Mittelwerte von Oberkieferzähnen

P^2

	L	B	LPc	IPc
Saaleck	36,83	26,63	11,0	29,73
Pekárna h (A II) *	37,94	27,10	9,9	—
Kniegrotte	36,77	25,14	9,39	—
Lausnitz	36,50	23,40	—	—
Bad Frankenhausen	35,72	23,27	—	—

P^3/P^4

	L	B	LPc	IPc
Saaleck	29,73	29,00	14,71	49,51
Pekárna h (A II)	30,08	29,24	13,64	—
Kniegrotte	29,43	26,65	13,45	—
Lausnitz	—	—	—	—
Bad Frankenhausen	28,86	25,28	12,35	42,84

M^1/M^2

	L	B	LPc	IPc
Saaleck	26,52	26,86	14,02	54,71
Pekárna h (A II)	26,51	27,48	13,75	—
Kniegrotte	26,25	25,41	13,59	—
Lausnitz	—	—	—	—
Bad Frankenhausen	24,73	25,37	12,70	51,30

M^3

	L	B	LPc	IPc
Saaleck	26,28	22,41	13,89	52,90
Pekárna h (A II)	27,20	23,70	14,20	—
Kniegrotte	25,74	21,17	13,51	—
Lausnitz	25,50	21,80	—	—
Bad Frankenhausen	26,70	22,70	—	—

*) A II = Abrasionsstadium II

Tabelle 7: Vergleich der Mittelwerte von Unterkieferzähnen

P_2

	L	B	IL	ILI
Saaleck	32,68	15,68	15,80	48,60
Pekárna h (A II)	33,30	16,77	16,02	—
Kniegrotte	32,14	16,00	15,46	—
Lausnitz	32,30	16,30	—	—
Bad Frankenhausen	32,10	14,70	—	—
Andernach	—	—	15,00	48,00

P_3/P_4

	L	B	IL	ILI
Saaleck	29,37	18,53	16,09	56,21
Pekárna h (A II)	29,57	19,47	16,53	—
Kniegrotte	29,45	18,60	16,32	—
Lausnitz	—	—	—	—
Bad Frankenhausen	—	—	—	—
Andernach	—	—	16,58	61,53

M_1/M_2

	L	B	IL	ILI
Saaleck	26,91	16,42	14,33	53,06
Pekárna h (A II)	26,85	17,79	14,35	—
Kniegrotte	26,29	17,22	14,09	—
Lausnitz	—	—	—	—
Bad Frankenhausen	—	—	—	—
Andernach	—	—	13,40	56,17

M_3

	L	B	IL	ILI
Saaleck	32,84	14,18	13,33	41,16
Pekárna h (A II)	32,62	15,48	13,21	—
Kniegrotte	31,03	14,72	12,85	—
Lausnitz	30,60	13,70	—	—
Bad Frankenhausen	31,30	13,20	—	—
Andernach	—	—	11,80	39,30

Zum gleichen Ergebnis führt die vergleichende Betrachtung der Größe von Unterkieferzähnen (s. Tabelle 7): Hier besteht die beste Übereinstimmung wiederum zwischen den Equiden von Saaleck und aus der Kniegrotte.

Die Pekárnapferde haben größere, die Tiere aus Lausnitz und Bad Frankenhausen kleinere Zähne; insgesamt ist das Ergebnis aber weniger deutlich als bei den Oberkieferzähnen.

Diskussion der Ergebnisse

Nach den verfeinerten morphologisch-metrischen Auswertungsmethoden durch Musil (1969, 1974) ist bekannt, daß

1. die Zahngrößen auf Umweltbedingungen sehr rasch reagieren, denn in Pekárna ist eine deutliche Größenminderung von Oberkieferprämolaren der Pferde aus der Schicht h hin zur jüngeren Schicht g zu beobachten.
2. die Morphologie der Zahnkrone im gleichen Zeitraum sich nicht ändert und
3. die Oberkieferzähne im allgemeinen plastischer reagieren als Unterkieferzähne.

Somit bleibt festzuhalten, daß die an der Westgrenze des eurasiatischen Verbreitungsareals beheimatete Subspezies *Equus ferus solutreensis* auch während des Magdaléniens durch Bejagung zur Dezimierung und Isolation gezwungen wurde, was morphologisch und metrisch seinen Niederschlag in einer progressiven Größenabnahme einzelner Skelettelemente und der Zähne fand: Wildpferde geringerer Widerristhöhen sind also in Zentraleuropa mit großer Wahrscheinlichkeit zeitlich jünger als jene mit höheren Werten.

Größenmäßig ließen sich dann die Wildequiden der einzelnen Stationen, wie folgt, ordnen: Gönnersdorf – Pekárna h – Kniegrotte, Saaleck – Lausnitz, Bad Frankenhausen, soweit eine unterschiedliche Meßmethodik Größenrelationen eindeutig erfaßt hat. Unter dieser Einschränkung muß es also zunächst ein Versuch bleiben, die einzelnen Stationen zeitlich einzuordnen: Mit Feustel (1974) könnte im Fall Saaleck an die Alleroidperiode gedacht werden.

Zusammenfassung

Auf der Grundlage morphologisch-metrischer Studien an pleistozänen Equiden Eurasiens, die u. a. Musil (1969, 1974) und Nobis (1971, 1973) vorlegten, wird ein neues Primärmaterial aus der magdalénienzeitlichen Station Saaleck untersucht und mit zeitlich vergleichbarem Material anderer zentral- und osteuropäischer Fundorte verglichen.

Dabei zeigt sich, daß die Reste von Saaleck von ungefähr 20 vorwiegend jüngeren Tieren, vor allem wohl Stuten, stammen, die wahrscheinlich im Herbst erlegt wurden.

Größenmäßig stimmen diese Wildpferde am besten mit denen aus der Kniegrotte in Thüringen überein. Ihre Widerristhöhe beträgt ca. 134 cm und ist damit niedriger als die des Solutrépferdes *Equus ferus solutreensis.* Es handelt sich also um sehr kleine Tiere (Zwergform des Solutrépferdes), die zwar mit dem Przewalskipferd *Equus ferus przewalskii* übereinstimmen, was jedoch als Konvergenz gedeutet werden muß. Auch in den Zahnbesonderheiten gleichen die Wildpferde von Saaleck denen aus der Kniegrotte.

Phylogenetische Betrachtungen ergeben, daß die an der Westgrenze des eurasiatischen Verbreitungsareals beheimatete Subspezies *Equus ferus solutreensis* auch während des Magdaléniens durch Bejagung zur Dezimierung und Isolation gezwungen wurde, was morphologisch-metrisch seinen Niederschlag in einer progressiven Größenabnahme einzelner Skelettelemente und der Zahngrößen fand.

Daraus kann gefolgert werden, daß Wildpferde mit kleineren Widerristhöhen und kleineren Zähnen jünger als solche mit größeren Werten sind.

Bei den Wildpferden von Saaleck müßte man dann bei chronologischer Einstufung an die Alleroidzeit denken.

Summary

The wild horses from the Magdalénien site of Saaleck, Thuringia

Measurements of bones and teeth (of about 20 animals, mainly youngish mares, most of them probably killed in autumn) from this site are compared with those of other Pleistocene equids from Eurasia. The withers height of these wild horses was about 134 cm which is smaller than that of *Equus ferus solutreensis* and similar to that of wild horses found in Kniegrotte, Thuringia, whom the Saaleck horses also resemble in tooth characters. Similarity in size of the Saaleck horses with Przewalski's horse *Equus ferus przewalskii* is regarded as a convergence.

The wild horses from Saaleck most likely date from the Alleroid period, inferred from their relatively small withers height and teeth. During the Magdalénien the most western subspecies of the wild horse, *Equus ferus solutreensis,* reveals a progressive decrease in the measurements of certain bones and tooth size, due to hunting pressure and geographical isolation.

Literatur

Boessneck, J., & A. v. d. Driesch (1973): Die jungpleistozänen Tierknochenfunde aus der Brillenhöhle. — In: Riek, G.: Das Paläolithikum der Brillenhöhle bei Blaubeuren (Schwäbische Alb). — Forschungen und Berichte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg 4/II: 1–131, 17 Tfl.

Bosinski, G. (1981): Gönnersdorf — Eiszeitjäger am Mittelrhein. — Veröff. Landesmuseum Koblenz 7: 1–120.

Musil, R. (1969): Die Pferde der Pekárna-Höhle. Ein Beitrag zur Problematik der Evolution von Equiden. — Z. Tierzüchtung Züchtungsbiol. 86: 147–193.

— (1974): Tiergesellschaft der Kniegrotte. — In: Feustel, R.: Die Kniegrotte, eine Magdalénien-Station in Thüringen. — Veröff. Museum f. Ur- und Frühgeschichte Thüringen 5: 30–72.

Nobis, G. (1971): Vom Wildpferd zum Hauspferd. Studien zur Phylogenie pleistozäner Equiden Eurasiens und das Domestikationsproblem unserer Hauspferde. — Fundamenta B 6, 96 S., 6 Tfl., Böhlau Verlag Köln Wien.

— (1973): Welche Aussagen gestatten die Wildpferde von Feldkirchen-Gönnersdorf? — Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere — Internat. Symposium in Budapest 1971: 97–107.

Teichert, M. (1963): Die Magdalénienstation Lausnitz in der Orlasenke. Tierknochen. — Alt-Thüringen 6: 66–81.

— (1971): Die Knochenreste aus der Wildpferdjägerstation Bad Frankenhausen. — Ibid. 11: 227–234.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. G. Nobis, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Einige Bemerkungen zur Streifung, Scheckung und Tigerung des Hausesels [*Equus (Asinus) asinus* L.]

von

ERNST VON LEHMANN

Errare malo cum Platone, quam cum istis vera sentire.
Cicero (Gespräche in Tusculum 1, 17, 39)

Der Jubilar, dem dieses Heft gewidmet ist, zeigt in seinem Buch über Kamerun u. a. auch einen merkwürdig gestreiften Einhufer, der dort als Esel bezeichnet wird. Das Tier zeigt die verdunkelte (dunkelbraun bis schwarze) Grundfarbe mit dem weißen Mehlmaul, der weißen Kehle und dem weißen Bauch, die heute wohl überall ebenso häufig auftritt wie die graue (eselsgraue) Farbe. Mit den relativ langen Ohren und den Körperproportionen unterscheidet er sich nicht von einem Hausesel mittlerer Größe. Das Abweichende und Auffällige ist aber die Streifung, die an einigen Stellen trotz der dunklen Grundfarbe sichtbar wird (Abb. 1). Es sind einige (vorn 2–3, hinten 5–6) dunkle Querstreifen oberhalb der Vorderfußwurzel und der Ferse und eine ganze Reihe relativ schmaler Bänder, die, vom starken und in

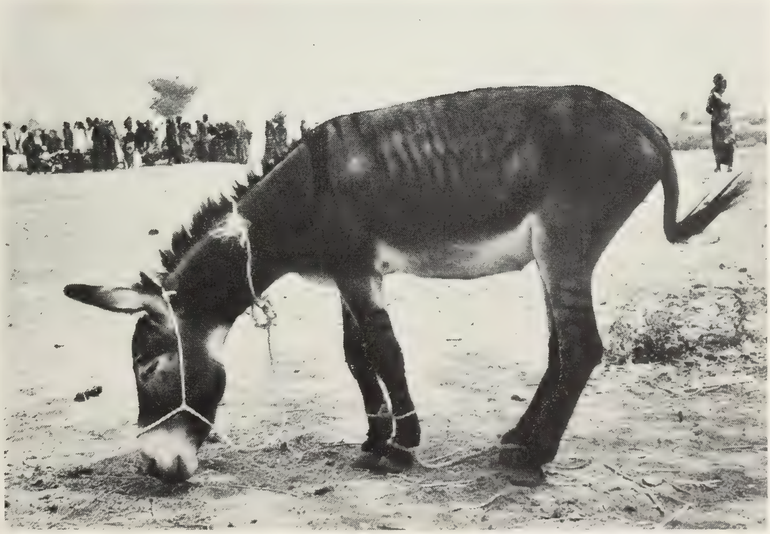


Abb. 1: Eselzebroid (Zebrinny) aus Maroua, Kamerun (Foto: Böhme).

schmale Zipfel endenden Schulterstreifen beginnend, zunächst deutlich und dann zunehmend unregelmäßig und undeutlich bis zu den Hüften von der Rückenlinie herablaufen. Sie verschwinden nach unten in der breiten, sehr dunklen Haarzone, die die weiße Bauchfärbung abgrenzt, und sind charakteristischerweise gitterartig aufgeteilt, indem sich die meisten Streifen im Verlauf vom Rücken zur Körpermitte zu je zwei vereinigen, so daß — von unten nach oben — Gabelungen entstehen. Oberschenkel, Füße, Hals und Kopf sind ohne sichtbare Streifung. Da in Kamerun und den Nachbargebieten Westafrikas, d. h. in weitesten Räumen keine Zebras vorkommen, lag es nahe, an eine besondere Eselstreifung zu denken, die vielleicht als Mutation oder stammesgeschichtlicher Rückschlag zu deuten wäre; umso mehr als Schulterstrich und Bein- und Fußstreifen zum festen Bestandteil der Zeichnung aller Wildesel gehören.

In dem vorliegenden Falle ist aber folgendes dagegen anzuführen: 1. Eselzebroide, also Bastarde zwischen Esel und Zebra, (sog. Zebrinnys) stimmen im Exterieur weitgehend mit dem Esel überein, jedenfalls — abgesehen von der Zeichnung — stets mehr als mit dem Zebra (s. Das Tier 12, p. 46 und p. 65, sowie Teichert 1973). — 2. In der Mehrzahl der Fälle sind Eselzebroide auch in der Zeichnung mehr dem Eselelternteil angeglichen, d. h. es sind meist nur die Füße kräftig bis zu den Fesseln gestreift, wie beim Zebra, während der ganze übrige Körper und Kopf einfarbig eselsgrau oder auch dunkel sind. Auch die Ohrenspitzen sind dunkel und nicht weiß, wie beim Zebra (s. Antonius 1934, Abb. 4 — Hartmannzebra-♀ mal Esel-♂; sowie Teichert 1973 und Das Tier 1972, p. 46, wobei hier [Zoo Colchester, England] ersichtlich ist, daß es beim Esel auch ein dominantes Schwarz gegenüber dem Grau gibt). Es gibt aber auch Eselzebroide, die eine deutliche Körperstreifung zeigen und zwar auf hellerem Grund, wie z. B. der im „Tier" auf p. 65, 1972 abgebildete Hengst aus Askania Nova, wobei die Streifen charakteristischerweise sehr viel schmäler sind und dichter nebeneinander verlaufen als beim Zebra oder Auflösungsmuster zeigen, wie es ganz allgemein für Zebrabastarde bezeichnend ist (s. Antonius 1944 p. 8 — Maltaeselhengst mal Bergzebra-♀). — 3. Zu der Veränderung der Zebrastreifen bei den Hybriden gehört außer den oben aufgezählten Merkmalen noch die Lokalisierung auf bestimmte Bezirke, wobei die Kruppe und das Gebiet um die Hüfthöcker, sowie der Kopf-Hals-Bezirk ungestreift bleiben. Außerdem ist die oben schon erwähnte Gabelung der Streifen auf der Rumpfmitte ein sehr bezeichnendes Zebraelement, auch bei Pferdezebroiden.

Nimmt man diese Kennzeichen, die bei Zebrinnys festgestellt wurden, zusammen und berücksichtigt, daß allen Zebrahybriden eine große Variationsbreite in Farbe und Zeichnung eigen ist (s. Antonius 1944, 16), dann bleibt kein Zweifel darüber bestehen, daß dieses, in Maroua beobachtete und abgelichtete Haustier kein Esel, sondern ein Esel-Zebra-Bastard — allerdings mit seltener Zeichnung — war, dessen Herkommen natürlich ein weites Feld der Spekulation offen läßt. — Dieser Fall einer Zebrinny führt uns natürlich zu anderen Eselbastarden, z. B. zur Zeichnung der Maultiere und Maulesel. Es gibt in der Literatur einige wenige Berichte über Maultiere, die aus gescheckten oder getigerten Pferdestuten und einfarbigen Eselhengsten gezüchtet wurden, und auch einen über Maultiere, die einen gescheckten Eselhengst zum Vater hatten. Die meisten Fälle habe ich bereits 1951 kurz erwähnt, und es bleibt hier nur noch übrig, etwas auf die Einzelheiten der Zeichnung dieser Maultiere einzugehen. Als die Scheck- und Tigerstuten bei der Auflösung des k. k. Hofgestütes Koptschan gegen Ende des 18. Jahrhunderts der Maultierzucht zugewiesen worden waren, gab es später unter den 249 registrierten Maultieren auch einige Schecken. Die nicht gescheckten Maultiere hatten — um es vorweg zu sagen — nie weiße Abzeichen, obwohl die Pferdemütter oft Blessen und weiße Fußabzeichen hatten, und es wird dadurch deutlich, daß Kopf- und Fußabzeichen der Esel und Maultiere kein selbständiges, gesondert vererbbares Merkmal darstellen, wie beim Pferd, sondern Bestandteile der Scheckung sind!

Die Scheckung der bunten Maultiere war übrigens sehr gering. So beschreibt Walther (1912), die die Gestütslisten von Koptschan gründlich studierte, z. B. den Fall des Maultieres Simio, aus der Scheckstute Montanina, dessen Farbe als „Honigschimmel" angegeben wird, und das nur weiße Füße (gestiefelt) und einen weißen Fleck am oberen Abschnitt des Schwanzes hatte. Es ist also, wie eben schon bei den Zebrinnys erwähnt, bemerkenswert, daß die albinotischen Hautflächen durch die Einfarbigkeit bzw. Wildfarbe des Esels stark zurückgedrängt werden. 1932 berichtete ferner Bonger über einen gescheckten Eselhengst aus Abessinien im Zoo von Hannover, der außer einer Tochter mit einer Eselstute (s. weiter unten) auch zwei Maultiere mit einer Togoponystute zeugte, die beide gescheckt waren. Die Scheckung dieser Maultiere entspricht zwar dem Grundschema der Eselscheckung, auf die weiter unten noch genauer eingegangen wird (Rückzugsgebiet des pigmentierten Felles ist die Aalstrich- und Schulterkreuzregion), sie ist aber auch in einem Falle — von der Blesse abgesehen — auf ganz kleine, weiße Hautbezirke beschränkt (handgroße Inseln um die Hüftgelenke). Das andere Maultier hatte mehr Weiß in Form von zackig begrenzten („zerrissenen") Flecken auf Schwanzwurzel und Hinterschenkel bis zum Fuß und erinnert durch Blesse, weiße Vorderbeine und weiße Brust im ganzen sehr an die Scheckung der amerikanischen Criollopferde (Mustang), wie sie z. B. von Zänkert 1973 abgebildet werden (sog. „overo" und „sabino"; s. auch Wiersema 1977).

Alle von Bonger publizierten Tiere sind beiderseits abgebildet, und eines der Maultiere konnte ich außerdem als Foto 1982 bei Herrn Claus Strumpf in Marwede (Celle) studieren. Ein ähnlich gescheckter Maultier, aber ohne Abzeichen, mit vielen kleinen, weißen Flecken, auch an den Füßen, wird von Bodeker 1908 abgebildet. Es stammte aus der Maultierzucht von H. Wilke-Ohlendorf (bei Hannover) und soll von einer Vollblutstute, also nicht gescheckten Mutter, stammen. Aus diesem Maultiergestüt wird auch ein Zuchteselhengst abgebildet, dessen Vorhand (Kopf, Brust, Vorderfüße) weiß geschimmelt ist. Auf diese Bindung zwischen Scheckung und Schimmelung ist später noch öfter einzugehen.

Die Scheckung des Esels ist relativ spät bekannt geworden und erst in den letzten Jahrzehnten planmäßig vermehrt worden. Schreibt doch der bekannteste deutsche Wissenschaftler dieses Gebietes, Ad. R. Walther, 1912, daß es „Tiger ebenso wie gescheckte Esel nicht zu geben scheint". In der einschlägigen Literatur ist mir nur der Fall aus dem Zoo Hannover (s. o.) und ein Bericht von Staffe (1928) über Eselschecken in Spanien bekannt geworden, sowie neuerdings der Aufsatz von K. Barisch (1982) über die Eselzucht von Herrn Claus Strumpf in Marwede, die erst nach dem Zweiten Weltkrieg entstand. Etwa zur gleichen Zeit baute Frau E. V. Schalke in Rocky Point, Victoria, Kanada eine Spezialzucht auf, die auch reine, im Stutbuch eingetragene Linien gescheckter Esel umfaßt. Ohne Zweifel gibt es aber noch hier und da gescheckte Esel, wie z. B. in Irland (s. Abb. 4), und sogar totale Albinos (s. Colombani 1964).

Wie ich schon 1951 erwähnte, ist das Scheckungsmuster beim Esel abweichend von dem der dominanten und der rezessiven Pferdescheckung in Europa; es erinnert in manchen Fällen eher an die Buntheit amerikanischer Pferde („overo" und „sabino", Abb. 2). Äußerlich stellt sie gewissermaßen das Negativ unserer bekannten dominanten Pferdescheckung dar, weil gerade die Körperregionen, die beim dominanten Pferdescheck in erster Linie weiß, d. h. albinotisch sind (also auch bei sehr dunklen, ausgefärbten Pferden), beim Esel, auch bei hochgradig aufgehellten Schecken, noch Reste von Pigment zeigen (Aalstrich, Schulterkreuz). Die Abbildungen 3 und 4 bringen

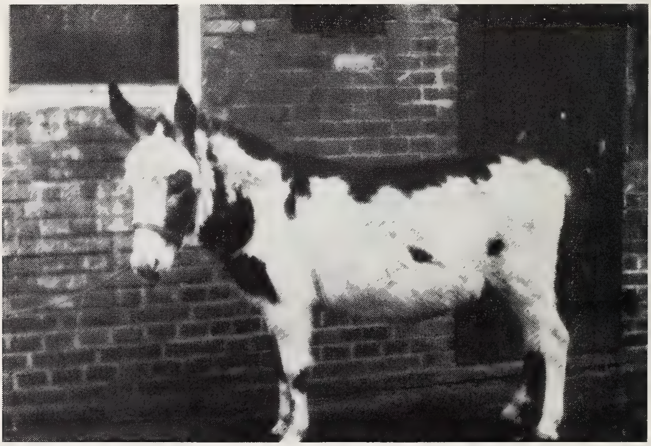
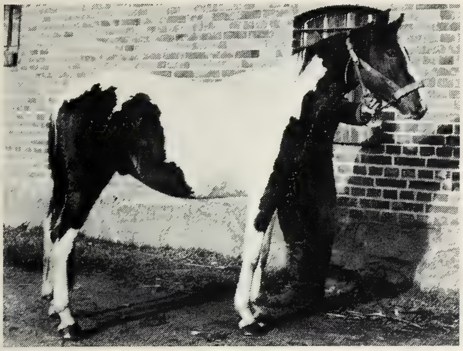


Abb. 2: Esel aus Marwede mit Scheckungsmuster südamerikanischer Pferde.



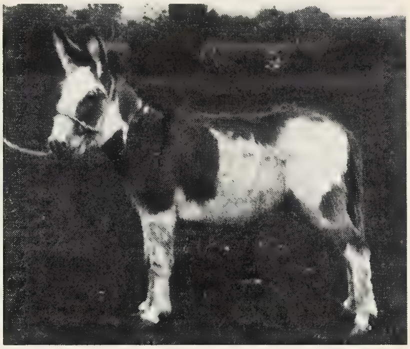
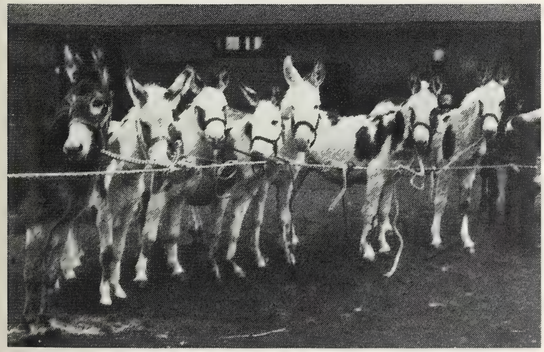


Abb. 3 (links): Typisches Scheckungsmuster europäischer Pferde (zweijähriger Hengst Nymphensittich von Originallipizzaner Bajazzo-Pluto, Gestüt v. Lehmann-Mathildenhöh).

Abb. 4 (rechts): Eselscheck aus Irland (Foto: Falkenthal).

als Gegenüberstellung die beiden charakteristischen Muster beim Pferd und beim Esel. Die Reihe der Aufhellung läuft also beim Esel vom dunklen Tier mit kleinen weißen Flächen unterhalb der Hüftgelenke (z. B. das Eselfohlen vom Zoo Hannover, das Bonger abbildet) über die Vergrößerung der weißen Flächen, wie z. B. bei dem Vater dieses Esels, der aus Abessinien kam, bis zu der Stute aus Spanien, die Staffe abbildet: es ist nur die Schwanzquaste, der Aalstrich und das Schulterkreuz und einige, mittelgroße „Rest"flecken vom Widerrist zu den Rippen pigmentiert. Außerdem hat diese Stute eine breite Blesse, weiße Ganaschen, aber dunkle Ohren und — im Gegensatz zu ihrem Fohlen — dunkle Lippen und Nüstern. Die Abbildungen 5 und 6 bringen die weiteren Stadien der Aufhellung bis zum weißen Esel mit dunkler Iris (Abb. 6) aus den Zuchten Schalke und Strumpf.



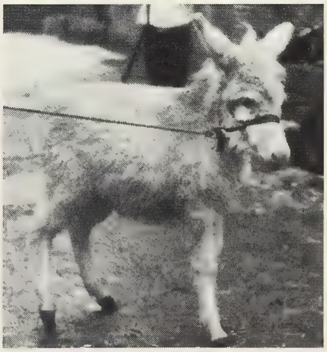
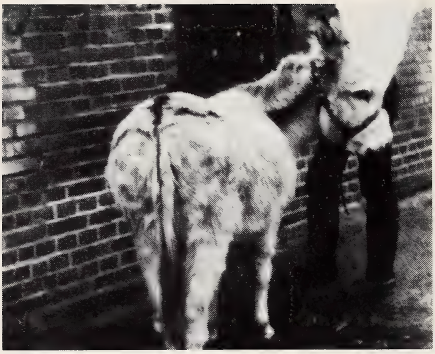


Abb. 5 (links): Eselschecken und (vorn) Rotschimmelstute Sunny Girl des Eselgestüts E. V. Schalke in Kanada.

Abb. 6 (rechts): Nahezu weißes, einjähriges Eselfohlen der Eselzucht C. Strumpf-Marwede.



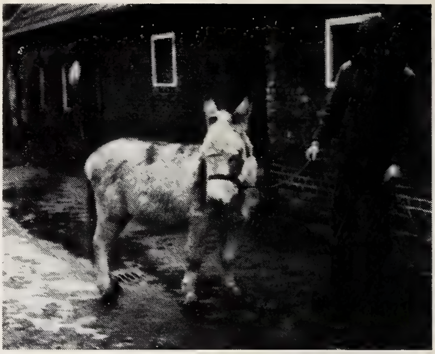
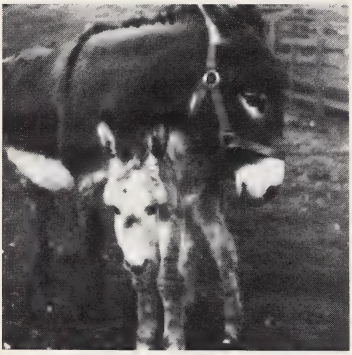


Abb. 7 (links): Grauschimmelstute Poppäa, regelmäßig dunkel gefleckt (Marwede).
Abb. 8 (rechts): Scheckhengst Costa (von einfarbigem Hengst und der Poppäa).

Alle hier angeführten Zuchten können nachweisen, daß diese Eselscheckung dominant vererbt wird, d. h. epistatisch zur normalen Fellfarbe. Merkwürdigerweise liegen die genetischen Grundlagen aber nicht so einfach und monofaktoriell begründet wie bei der dominanten Pferdescheckung. Es gibt nämlich in den beiden erwähnten Zuchten mit vielen Tieren (Schalke und Strumpf) Fälle, bei denen Rotschimmel oder Grauschimmel von Schekken abgespaltet werden (Zucht Schalke: die Rotschimmelstute Sunny Girl stammt von zwei hellen Schecken reiner Linie, und der helle Rotschimmel Teddy Bear von einer schwarzbraunen Stute und einem Scheckhengst). Andererseits können offenbar Schecken aus Grauschimmeln fallen (Zucht Strumpf: die Grauschimmelstute Poppäa [Abb. 7] brachte mit einem normal gefärbten Hengst ein geschecktes Hengstfohlen [Costa, Abb. 8]). Diese Schimmel können aber in manchen Fällen schwache Andeutungen an eine



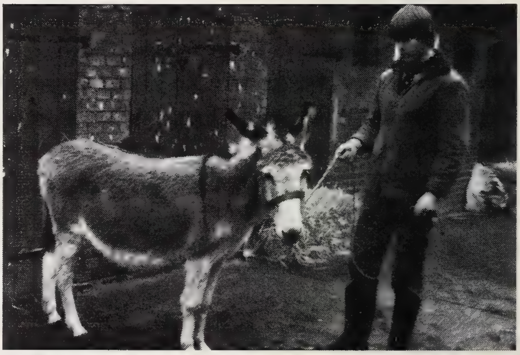


Abb. 9 (links): Helles Rotschimmelfohlen mit großer, unregelmäßiger Blesse (von Scheckhengst mit viel Weiß und dunkelbrauner Stute, Gestüt Schalke).

Abb. 10 (rechts): Grauschimmelstute mit angedeuteter Scheckung (Inzucht auf Costa).

Scheckung zeigen: Teddy Bear von der braunen Mutter Emelie und dem sehr weißen Scheckhengst Don Carlos ist Hellrotschimmel mit großer, unregelmäßig geformter, typischer „Scheckungsblesse" (Abb. 9), und in der Marwedezucht stehen zwei rechte Schwestern des Scheckhengstes Costa (von der Grauschimmelstute Poppäa und einem normal gefärbten Hengst, s. o.), von denen die eine schwache Andeutungen an Scheckung zeigt (Abb. 10) während die andere Schwester ein regulärer Grauschimmel ist.

Man könnte diese geringe Aufhellung der einen Stute ganz übersehen und unbeachtet lassen, wenn nicht diese beiden Schwestern 1981 von dem rechten Bruder, dem Schecken Costa, zwei ganz oder fast ganz weiße Fohlen gebracht hätten (Abb. 6), die ohne jeden Zweifel homozygote, extrem aufgehellte Schecken darstellen! Diese Feststellungen lassen den Schluß zu, daß die dominante Eselscheckung polymer begründet ist, sich oft nur als Schimmelung manifestiert und in manchen Fällen nur minimale, albinotische Flecken hervorbringt (= variable Expressivität). Diese Erscheinung hängt offenbar mit der wechselnden Einwirkung der Wildfarbe des Esels zusammen, die oft die Funktion eines echten Antagonisten hat, d. h. sie hat die Tendenz sich gegenüber den albinotischen oder gestreiften (s. Zebrinny und Maultier) Gegenmustern durchzusetzen. Dies zeigten nicht nur die oben erwähnten Schecken der Maultier- und Eselzucht, sondern ganz extrem eine aus der Gegend von Triest importierte Eselstute der Marweder Herde (Abb. 11). Es sei hier am Rande erwähnt, daß die weiße Mauleinfassung (Mehlmaul) und der weiße Bauch der Wildfärbung zwar über dem schwarzen Maul usw. dominiert, aber nicht vollständig, so daß Esel mit hier stark reduzierten Weißflächen vorkommen!

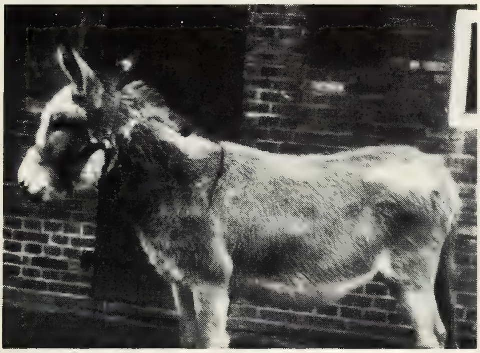


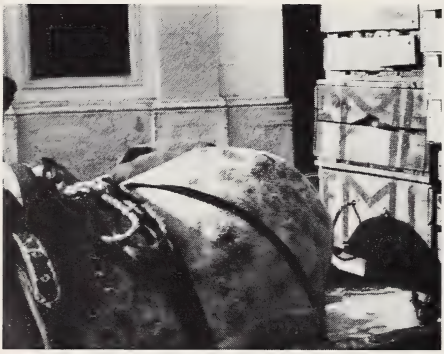
Abb. 11: Aus Istrien eingeführte Stute mit geringer Weißzeichnung (Marwede).

Oben wurde schon erwähnt, daß auch Tigerstuten in Koptschan zur Maultierzucht verwendet wurden, und so ist auch noch etwas zur Tigerung von Maultieren und Eseln zu sagen. Die Tigerung des Pferdes (kleine, runde

Farbflecken auf dunkler, geschimmelter bis albinotischer Haut) ist zuletzt 1981 von mir ausführlich besprochen worden, und ich erwähnte 1951 auch das berühmte getigerte Maultier, von dem ein großes Gemälde früher im Naturhistorischen Museum in Salzburg hing. Das Maultier war ein Schabrackentiger, hatte also nur die Kruppe gefleckt. — Wie wir wissen, kommt die Tigerzeichnung von den Pferden einer Tatarenhorde in Zentralasien und wurde im Barock eine beliebte Pferdefarbe an allen Fürstenhöfen Europas. Die ersten Tiger scheinen aber von den Arabern nach Europa gebracht worden zu sein, wo sie erstmalig im 17. Jahrhundert in der Gegend von Xeres de la Frontera in Südspanien von dem weitgereisten Pferdekenner Marx Fugger entdeckt und in seiner Pferdemonographie beschrieben wurden (Antonius 1935, v. Lehmann 1951 und 1952). Es ist deshalb vielleicht kein Zufall, daß ich 1968 auf dem Markt von Xeres auch ein getigertes Grautier entdeckte (Abb. 12), von dem am Schluß noch die Rede sein wird.

Bei meiner Suche nach getigerten Eseln ist mir bisher kein Tier begegnet, das die typische Pferdetigerung (s. o.) hatte; statt dessen sind mir zwei alte weißgraue Eselschimmel bekannt, die — unregelmäßig verteilt — verschieden große, dunkle Pigmentflecken auf dem Rumpf zeigen. Das eine Tier ist ein alter Hengst des Tiergartens Schönbrunn, den Schlawe 1980 abbildete (l. c. p. 115), und das andere sah ich selbst 1974 auf einem Schiff im Hauptthafen der Insel Pantelleria (Abb. 13) zusammen mit anderen Schlachttieren. Hierzu gehören wahrscheinlich auch die Esel mit dunklen, kleinen Flecken, die ich nur auf undeutlichen Photographien sah, wie z. B. der Schimmel, den Epstein (1971) aus dem Kordofan zeigt, und einige weitere Tiere, die mir in der Bildersammlung von Herrn Strumpf gezeigt wurden.

Herr Prof. Dr. Klingmüller-Bonn hatte die Freundlichkeit, mir die verschiedenen, z. T. altersbedingten, Pigmentanhäufungen in der menschlichen Haut zu erklären und aufzuzeichnen, wobei zwei Morphen für unseren



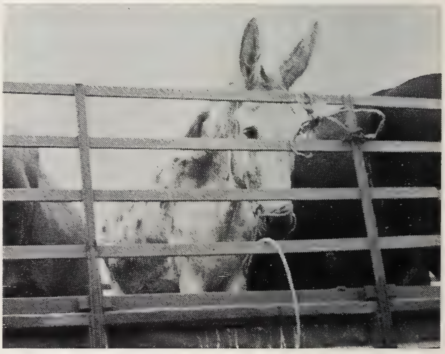


Abb. 12 (links): Getigerter Einhufer aus Andalusien.
Abb. 13 (rechts): Eselschimmel von der Insel Pantelleria mit Alterspigmentierung.

Fall in Frage kommen: einmal das ringförmige, wabenähnliche Muster, das an die Flecken der Apfelschimmel erinnert (Cutis marmorata = Stase funktionell gestörter Gefäße, die zu einem „grobnetzigen Bild blau-livider Zeichnung führt."), und zweitens die sog. Verruca senilis (Altersfleckung), die bei älteren Menschen flach unter der Haut ausgebildete Pigmentflecken hervorruft. Wahrscheinlich ist die Fleckung der beiden erwähnten Eselschimmel hierzu homolog.

Ein abweichendes Bild hiervon zeigen nun aber zwei Grautiere: Die schon oben erwähnte alte Grauschimmelstute Poppäa bei Herrn Strumpf und das Tier in Xeres de la Frontera. Sie zeigen dunkle bis schwarze, mittelgroße, runde, regelmäßig auf den Körper (vor allem auf Kruppe und Hinterschenkel) verteilte Flecken (Abb. 7 und 12). Zunächst bestand die Vermutung, es handele sich hier um die gleiche Fleckung wie die Hautmuster des Apfelschimmels; bei genauem Hinsehen wird aber der Unterschied deutlich: Die Apfelung des Pferdes zeigt aufgehellte Flecken auf dunklerem Grund, die „Apfelung" der Esel stellt aber das Negativ hierfür dar (Klingmüller, Diskussionsbemerkung), d. h. dunkle Flecken auf hellgrauem Grund! Im Falle Poppäa handelt es sich allem Anschein nach um eine seltene Altersphase der Schimmelung, wobei die genetische Situation (sie hatte mit einem normal gefärbten Hengst ein Scheckfohlen, s. o.!) vielleicht hier im Zusammentreffen mehrerer Domestikationsabänderungen ihren Niederschlag fand. Das Tier in Xeres, von dem ich nicht mehr mit Sicherheit sagen kann, ob es nicht vielleicht ein Maultier war, war kräftiger und kontrastreicher gefleckt, und es bieten sich daher hier zwei Erklärungen an: Ist es ein Esel mit einer sehr seltenen (bisher nie beschriebenen) Zeichnung oder ist es ein Maultier (oder Maulesel?), bei dem der Pferdeelternteil die Tigerung mitgegeben hat? Man wird unwillkürlich an die Möglichkeiten des ersten Bildes (Abb. 1) erinnert: Hier nahm man von vorn herein die zwar unzutreffende, aber interessantere Deutung (ein Esel mit völlig unbekannter Streifung), und auch im zweiten Falle wird man vielleicht der interessanteren Möglichkeit — ein Esel mit Tigerung über den ganzen Rumpf — den Vorzug geben, denn (s. o.): „Lieber will ich mit Plato irren als mit jenen (d. h. mit den Pythagoreern, den Zahlenforschern!) das Wahre denken."

Zusammenfassung

Der im Buche „Im Schatten des Mongo Ma Loba" von M. Eisentraut abgebildete und beschriebene Einhufer ist ein Esel-Zebra-Bastard (Zebrinny) und zeigt die selten beobachtete Streifung des Rumpfes, während die meisten Zebrinnys nur gestreifte Füße haben. Bei allen Eselbastarden, auch bei den Maultieren, ist festzustellen, daß die Grundfärbung des Esels die Tendenz zeigt, die angepaarte Zeichnung weitgehend zu unterdrücken. Dies ist besonders deutlich in den Fällen, in denen eine Scheckung mit der Eselfarbe zusammentrifft. Eselschecken sind selten, sie können aber bei enger Inzucht nach wenigen Generationen zu ganz weißen Tieren mit dun-

kler Iris führen. Die Dominanz der Scheckung gegenüber anderen Farben (Epistasie) kann abgeschwächt sein durch reduzierte Weißflächen und (oder) durch eine Abspaltung ungescheckter Rot- oder Grauschimmel (Polymerie). Das Muster der Eselscheckung entspricht nicht dem der dominanten und der rezessiven Scheckung der europäischen Pferderassen, sondern erinnert sehr an die sog. „Overo"- und „Sabino"-Schecken in Amerika (Mustang). Die Blessen und Fußabzeichen des Pferdes gibt es beim Esel nicht, sondern sie treten beim Esel nur ganz unregelmäßig als Bestandteile der Scheckung auf. Die Tigerung des Esels ist ebenfalls abweichend von der Tigerung des Pferdes; sie konnte nur an zwei Tieren festgestellt werden und ist wahrscheinlich mit den Faktoren für Schimmelung gekoppelt.

Summary

An equid figured and described by M. Eisentraut in his book „Im Schatten des Mongo Ma Loba" is a hybrid between an ass and a zebra (Zebrinny) displaying a rarely observed striping of the body. Usually Zebrinnys have striped feet only. In all ass-hybrids (including mules) the body colour tends to suppress the colour pattern of the mate, which is most evident when combining a spotting with the ass-colour. Spotted asses are rare, but close inbreeding of spotted asses after few generations may lead to totally white animals with dark iris. The dominance of spotting is weakened by occurrence of reduced white patches and (or) non-spotted roans and greys. The pattern of the ass-spotting does not correspond to the dominant or recessive spotting of European horse breeds but is similar to the so-called "overo"- and "sabino"-spotting of American Mustangs. The blaze and leg-marks of horses are lacking in asses but occur occasionally as part of the spotting. The tiger spotting of asses is also different from that of horses and was observed in two cases only. This pattern is probably linked with the factors for greying.

Literatur

Antonius, O. (1934): Beobachtungen an Einhufern in Schönbrunn. — Zool. Garten N. F. 7: 170.

— (1935): Über die Tigerfarbe des Pferdes, insbesondere des Norikers. — Z. Gestütk. Pferdez. 1935, 5/6: 57–63. Schaper, Hannover.

— (1944): Beobachtungen an Einhufern in Schönbrunn. — Zool. Garten N. F. 16: 8.

Barisch, Kl. (1982): Ein Esel für die ganze Familie. — Grzimeks Tier – Sielmanns Tierwelt 1982, 1: 43–46. Hallwag, Bern & Stuttgart.

Bodeker, E. (1908): Maultierzucht und Maultierhaltung. — Bibl. ges. Landw. 46: 45. Jäneke, Hannover.

Bonger, – (1932): Über Scheckfärbung bei Eseln und Maultieren. — Z. Tierz. Züchtungsbiol. 23: 439–444.

Colombani, B. (1964): Su di un caso di albinismo totale di un asino di razza sarda. — Ann. Fac. Med. vet. Pisa 16: 76–81.

Eisentraut, M. (1982): Im Schatten des Mongo Ma Loba. — Busse, Bonn.

Epstein, H. (1971): The origin of the domestic animals of Africa. 2 Bände. — Hebrew University, Jerusalem; Africana Publ. Corp., New York, London & München.

v. Lehmann, E. (1951): Die Iris- und Rumpfscheckung beim Pferd. — Z. Tierz. Züchtungsbiol. 59, 2: 175–228.

— (1952): Die Tiger, Betrachtungen und Erinnerungen. — St. Georg 1952, 2: 9–10.

— (1981): Zur Genetik eines abgestuften Farbmerkmales (Tigerung) beim Pferd (*Equus caballus* L.) und Hauskaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.). — Bonn. zool. Beitr. 32, 1–2: 47–66.

Sammartano, A. (1951): Verso la siniscita della razza asinina di Pantelleria. — Riv. Zootecnia 3: 3–8. Gualdoni, Milano.

Schlawe, L. (1980): Kritisches zur Nomenklatur von *Equus africanus* (Fitzinger, 1858). — Equus 2, 1: 101–127.

Staffe, A. (1928): Über einen Fall von metameroider Scheckung beim Esel und seine Vererbung. — Z. Säugetierk. 2: 114–118.

Teichert, M. (1973): (Bildunterschrift.) — Tier 13, 1: 54. Hallwag, Bern & Stuttgart.

Walther, Ad. R. (1912): Beiträge zur Kenntnis der Vererbung der Pferdefarben. — Schaper, Hannover.

Wiersema, J. K. (1977): Het paard in zijn kleurenrijkdom. — Zuidgroep, den Haag.

Zänkert, A. (1973): Über Indianer-Mustangs. — Tier 13, 7: 8.

(Verfasser nicht bekannt) (1972): (Bildunterschriften). — Tier 12, 8: 46, 65.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. von Lehmann, Im Wiesengrund 18, 5305 Impekoven bei Bonn.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Dates de reproduction des oiseaux de Sénégambie

par

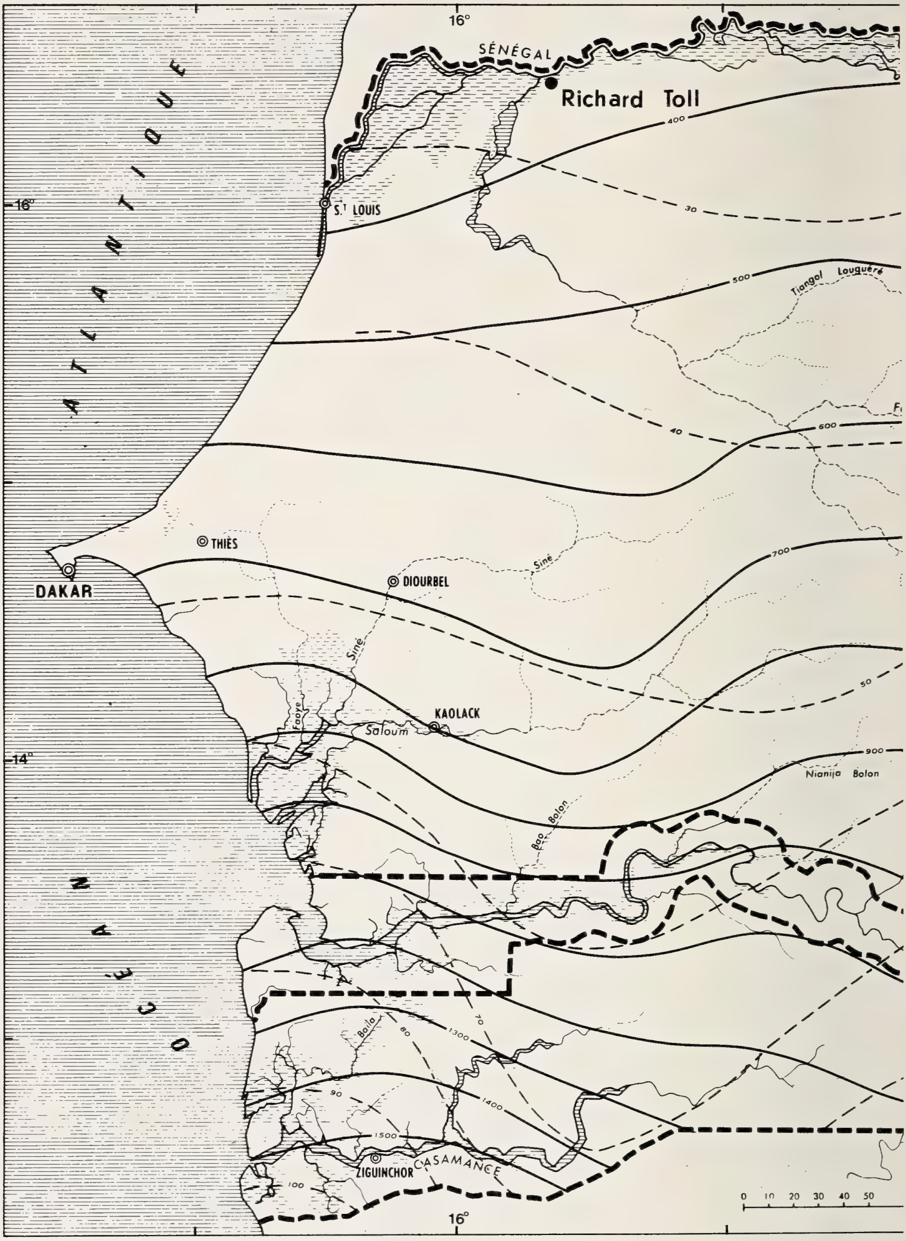
GÉRARD J. MOREL et MARIE-YVONNE MOREL

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Richard-Toll,
Sénégal

La connaissance des périodes de reproduction des oiseaux reste encore de nos jours un vaste domaine peu exploré sous les Tropiques. Elle est indispensable à la compréhension des cycles des oiseaux (en particulier, leurs relations avec la mue), de la dynamique de leurs populations et de leurs relations entre eux et avec leur milieu.

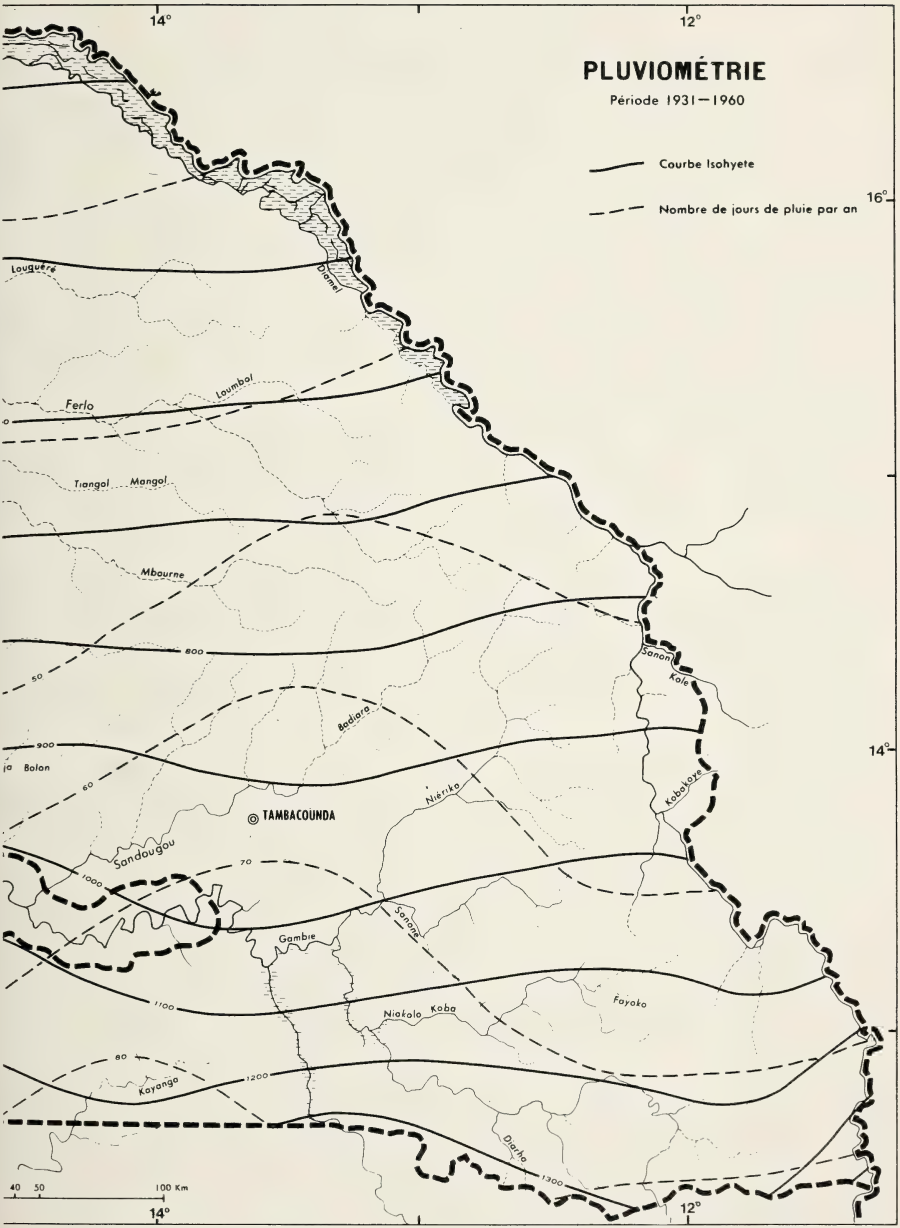
En 1936, Moreau avait montré que la reproduction des oiseaux en Afrique de l'Est différait de celle des oiseaux des régions tempérées en ce qu'elle pouvait avoir lieu n'importe quel mois de l'année. En 1950, ce même auteur insistait sur le fait qu'en zone tempérée, la reproduction est liée aux variations saisonnières de la température, facteur qui ne joue plus sous les tropiques. Les dates de reproduction des oiseaux tropicaux dépendraient alors des caractères du milieu propre à chaque espèce, si bien que cet auteur distinguait plusieurs catégories: oiseaux marins et aquatiques et oiseaux terrestres, nichant sur le sol ou les arbres, se nourrissant de petits vertébrés, d'insectes ou de graines. Ce schéma général montrait encore des différences importantes d'une région à l'autre qu'on pouvait attribuer aux différences climatiques (en particulier, au nombre et à la durée des saisons des pluies). Dans les régions tropicales sèches, caractérisées par une seule saison des pluies, Moreau, (1950) en analysant les données de Lynes de 1924–1925 pour le Darfour (16° N) et de différents auteurs pour les régions de Tombouctou et du Tchad (13°–18° N) soulignait l'inégale répartition des espèces nicheuses entre les différents mois de l'année et le nombre plus important d'espèces nichant pendant les pluies (juin–septembre): 41 % au Darfour et 71 % au Tchad. La saison des pluies crée, en effet, une situation trophique (animale et végétale) pléthorique que les parents mettent à profit pour nourrir leurs poussins (Lack, 1968) ou la femelle, pour se mettre en bonnes conditions physiologiques pour la nidification (Jones & Ward, 1976).

En 1962, nous fîmes paraître une liste des oiseaux de la vallée du Sénégal (tropical sec, isohyète 300 mm, 16° N) qui corroborait les résultats précédents. Sur les 213 espèces afro-tropicales recensées au total la distribution


OCÉAN ATLANTIQUE
SÉNÉGAL
Richard Toll
S.T LOUIS
DAKAR
THIÈS
DIOURBEL
KAOLACK
ZIGUINCHOR
CASAMANCE
Saloum
Siné
Faoye
Tiangol Louguéré
Nianija Bolon
Bao Bolon
Baila
16°
14°
400
500
600
700
900
1300
1400
1500
30
40
50
70
80
90
100
0 10 20 30 40 50

Imprimé à Dakar par l'Annexe de l'INSTITUT GÉOGRAPHIQUE NATIONAL (Paris)

Fig. 1: Carte de la pluviométrie de la Sénégambie


14°
12°
PLUVIOMÉTRIE
Période 1931—1960
Courbe Isohyete
Nombre de jours de pluie par an
16°
Louguéré
Diamel
Loumbol
Ferlo
Tiangol
Mongol
Mbourne
800
50
Sanon
Kole
Badiara
900
Bolon
60
14°
Kobokoye
Niériko
TAMBACOUNDA
Sandougou
70
1000
Sanone
Gambie
Fayoko
1100
Niokolo
Koba
80
1200
Kayanga
Diarha
1300
40
50
100 Km
14°
12°

MINISTÈRE DU PLAN ET DU DÉVELOPPEMENT _ AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE

Echelle approximative 1 : 3 000 000

des dates de reproduction pour 136 espèces se présentait ainsi (Tableau 1):

Tableau 1: Répartition (%) des espèces nicheuses autour de Richard-Toll suivant les saisons.

Saisons	Sèche			Pluies	Toute l'année	Totaux
	entière	froide	chaude			
Mois	nov–juin	nov–févr	mars–juin	juil–oct		
Sèche:						
— entière	4					
— froide		15			(4)	34+(4)
— chaude			15			
Pluies		6	9	47	(4)	62+(4)
Totaux	4	21	24	47	4	100

Ce tableau montre également la complexité de la phénologie de la reproduction de ces espèces. Dans cet article et dans plusieurs autres parus par la suite, nous avions cherché à relier l'importance des différents facteurs climatiques et trophiques aux dates de reproduction, la nourriture disponible n'étant que l'un d'eux (Morel, G., 1969; Morel, M.-Y., 1973; Morel, G., & M.-Y. Morel, 1978).

La présente liste (Tableau 2) couvre l'ensemble géographique constitué par le Sénégal et la Gambie et offre donc au systématicien et à l'écologiste un résumé de l'état actuel de nos connaissances sur la reproduction de l'avifaune sénégambienne. Cette liste a été établie:

— pour la région de Richard-Toll, d'après le fichier de la station commencé en 1953, mais sans recherche vraiment systématique, excepté en un point de la savane proche de Richard-Toll (Morel, G., & M.-Y. Morel, 1978);

— pour l'état de Gambie, à partir des données publiées dans les listes récentes de: Jensen & Kirkeby (1980) et de Gore (1981);

— pour les autres régions du Sénégal, d'après nos observations personnelles, des notes inédites (Dupuy, A. R., Ndao, B., Germain, M., et Sala, A.) et d'après les publications référencées dans Morel, G., 1972 et Morel, G., 1980. Ces deux dernières publications, dont une refonte est en cours, donnent par ailleurs les dates de nidification pour chaque espèce et chaque région.

Rappelons brièvement que le Sénégal est situé entre les 16° 40' – 12° 20' N et les 17° 30' – 12° 40' W (Fig. 1). C'est un pays plat, de très faible altitude (voisine du niveau de la mer) sauf au sud-est où apparaissent les premières hauteurs du massif du Fouta-Djalon (maximum: environ 600 m). Son climat est fortement contrasté: une longue saison sèche avec des températures minimales en décembre–janvier et maximales juste avant la saison des pluies. Les variations importantes de pluviométrie entre le nord (350 mm, 25 jours de pluie) et le sud (1 800 mm, 100 jours de pluie) du pays créent différentes zones climatiques avec changement du peuplement végétal: domaine sahélien au nord et guinéen au sud (Basse-Casamance) avec pour intermédiaire le domaine soudanien (Gambie, par exemple). La diversité de ces biotopes est encore accrue par la présence, du nord au sud, d'un domaine maritime le long de la côte atlantique. La saison des pluies est plus courte au nord (juillet–octobre) qu'au sud (mai–octobre) et montre de grandes variations interannuelles qui vont en s'atténuant si l'on descend vers le sud.

L'avifaune nicheuse de Sénégambie a été répartie entre 5 régions géographiques suivant les lieux où ont été trouvés les nids: ce qui n'exclut pas qu'on puisse les trouver ailleurs; toutefois la diversité des climats et des biotopes est telle que certaines espèces sont particulières à une région donnée. Ces régions comprennent, outre la catégorie 5 qui regroupe les oiseaux marins, (avec le Parc National de la Langue de Barbarie) 4 autres zones terrestres qui sont du nord au sud:

1 — région de Richard-Toll (savane arbustive et vallée du fleuve Sénégal jusqu'à son embouchure dans l'Océan Atlantique, y compris le Parc National des Oiseaux du Djoudj);

2 — l'état de Gambie;

3 — la Casamance, y compris le Parc National de Basse-Casamance;

4 — les autres points du territoire dont les Parcs Nationaux du Niokolo-Koba, du Sine Saloum.

On a trouvé en Sénégambie les nids de 283 espèces, soit environ 60 % des quelque 450 espèces résidentes (Tableau 2).

Tableau 2: Dates de reproduction des oiseaux en Sénégambie.

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					Struthionidés												
x	o	o	o	o	*Struthio camelus*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o
					Podicipidés												
x	o	o	x	o	*Podiceps ruficollis*	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x
					Pélécanidés												
x	o	x	o	o	*Pelecanus onocrotalus*	x	x	x	o	o	o	o	x	x	o	x	x
o	x	x	x	o	*Pelecanus rufescens*	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o
					Phalacrocoracidés												
x	o	o	o	o	*Phalacrocorax carbo lucidus*	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x
x	x	o	o	o	*Phalacrocorax africanus*	x	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o
x	x	o	o	o	*Anhinga rufa*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o	o
					Ardéidés												
o	x	o	o	o	*Ixobrychus minutus*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o
x	o	o	o	o	*Ixobrychus sturmii*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o
o	o	x	o	o	*Tigriornis leucolophus*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o
x	x	o	o	o	*Nycticorax nycticorax*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o	o
o	o	x	o	o	*Nycticorax leuconotus*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o
x	x	o	o	o	*Ardeola ralloides*	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o
x	x	o	x	o	*Ardeola ibis*	o	o	o	o	o	x	x	x	x	x	o	o
x	x	o	x	o	*Butorides striatus*	o	x	x	o	x	x	x	x	x	x	x	x
x	o	o	o	o	*Egretta ardesiaca*	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Egretta alba*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o
x	o	o	o	o	*Egretta intermedia*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o
x	o	o	x	o	*Egretta garzetta*	o	o	o	o	x	o	o	x	x	x	x	o
x	o	x	x	o	*Egretta garzetta gularis*	o	o	o	o	x	o	x	o	x	x	o	o
o	o	o	x	o	*Ardea cinerea*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o
o	o	o	x	o	*Ardea melanocephala*	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Ardea purpurea*	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	x
					Scopidés												
x	o	x	o	o	*Scopus umbretta*	o	o	x	o	o	o	x	x	o	o	x	o

Tableau 2 (suite)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					Ciconiidés												
o	o	o	x	o	*Ciconia abdimii*	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o
o	o	o	x	o	*Ephippiorhynchus senegalensis*	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x
x	x	o	o	o	*Leptoptilos crumeniferus*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x
x	o	x	o	o	*Ibis ibis*	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x
					Threskiornithidés												
x	o	o	o	o	*Threskiornis aethiopica*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o
x	o	o	o	o	*Platalea alba*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x
					Phoenicoptéridés												
o	o	o	x	o	*Phoenicopterus ruber*	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
					Anatidés												
x	o	o	o	o	*Dendrocygna bicolor*	x	x	x	x	x	x	o	o	x	x	x	x
x	x	o	o	o	*Dendrocygna viduata*	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	x	o
x	o	o	o	o	*Alopochen aegyptiaca*	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x
x	x	o	o	o	*Plectropterus gambensis*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	x
o	x	o	o	o	*Nettapus auritus*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x
x	o	o	o	o	*Anas angustirostris*	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o
o	o	o	x	o	*Thalassornis leuconotus*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o
					Accipitridés												
x	o	o	x	o	*Aegypius tracheliotus*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x
x	o	o	x	o	*Trigonoceps occipitalis*	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x
x	x	o	x	o	*Gyps rueppellii*	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x
x	x	x	x	o	*Gyps bengalensis africanus*	x	x	x	x	o	x	o	o	o	o	o	x
o	o	o	x	o	*Neophron percnopterus*	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o
x	x	x	o	o	*Neophron monachus*	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	x	x
o	x	x	o	o	*Gypohierax angolensis*	x	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	x
o	x	o	o	o	*Polyboroides radiatus*	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Terathopius ecaudatus*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o
o	o	o	x	o	*Circaetus cinereus*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o
o	x	o	o	o	*Accipiter badius*	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Accipiter erythropus*	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Melierax metabates*	o	x	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o

Tableau 2 (suite)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
o	x	x	x	o	*Kaupifalco monogrammicus*	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Lophaetus occipitalis*	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o
o	o	o	x	o	*Polemaetus bellicosus*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x
o	x	o	x	o	*Hieraaetus spilogaster*	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x
x	x	o	o	o	*Aquila rapax*	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x
o	x	o	o	o	*Aquila wahlbergi*	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Haliaetus vocifer*	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x
o	x	o	x	o	*Milvus migrans*	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o
x	o	x	o	o	*Elanus caeruleus*	x	x	x	x	o	o	o	o	o	x	o	x
					Falconidés												
x	o	o	o	o	*Falco chicquera*	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x
o	x	o	o	o	*Falco ardosiaceus*	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o
					Phasianidés												
o	o	o	x	o	*Francolinus albogularis*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o
x	x	o	o	o	*Francolinus bicalcaratus*	x	x	x	x	x	o	o	x	x	x	x	x
o	o	x	o	o	*Francolinus ahantensis*	x	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o
x	x	o	o	o	*Ptilopachus petrosus*	x	x	x	x	x	x	x	o	o	o	o	x
x	o	o	x	o	*Numida meleagris*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o
					Rallidés												
x	x	o	o	o	*Limnocorax flavirostra*	x	x	x	o	o	x	o	x	x	o	o	x
x	o	o	x	o	*Porphyrio porphyrio*	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x
					Gruidés												
x	o	o	o	o	*Balearica pavonina*	x	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x
					Otidés												
x	o	o	o	o	*Otis arabs*	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o
x	o	o	o	o	*Eupodotis ruficrista*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o
x	x	o	o	o	*Eupodotis senegalensis*	o	x	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o
o	x	o	x	o	*Eupodotis melanogaster*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o
					Jacanidés												
x	x	x	o	o	*Actophilornis africanus*	x	o	x	o	x	x	x	x	x	x	x	x

Tableau 2 (suíte)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					Burhinidés												
x	x	o	x	o	*Burhinus senegalensis* ...	o	o	o	x	x	x	x	x	o	o	x	x
x	o	o	o	o	*Burhinus capensis*	o	o	o	x	x	x	x	o	o	o	o	o
					Charadriidés												
x	x	o	x	o	*Vanellus spinosus*	x	x	x	x	x	x	x	x	o	o	x	x
x	x	o	o	o	*Vanellus tectus*	x	x	x	x	x	x	x	x	o	o	o	x
o	o	o	x	o	*Vanellus albiceps*	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
x	x	x	x	o	*Vanellus senegallus*	x	o	o	o	x	x	x	x	o	x	x	o
x	o	o	o	o	*Charadius pecuarius*	o	x	x	x	x	x	x	o	o	x	o	o
o	o	x	x	o	*Charadrius alexandrinus* .	o	o	x	x	x	x	x	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Charadrius marginatus* ...	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o
o	o	o	x	o	*Himantopus himantopus* .	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Rostratula benghalensis* ..	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
					Glaréolidés												
o	o	o	x	o	*Pluvianus aegyptius*	o	o	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Cursorius cursor*	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Cursorius temminckii*	x	x	x	x	x	x	x	x	o	o	x	x
x	o	o	o	o	*Glareola pratincola*	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o
					Laridés												
o	o	o	o	x	*Larus genei*	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o	o
o	o	o	o	x	*Larus cirrhocephalus*	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o	o	o
o	o	o	o	x	*Larus fuscus*	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o
o	o	o	x	o	*Rynchops flavirostris*	o	o	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o
o	o	o	o	x	*Sterna nilotica*	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o
o	o	o	o	x	*Sterna caspia*	o	o	o	x	o	x	x	o	o	o	o	o
o	o	o	o	x	*Sterna maxima*	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o
o	o	o	o	x	*Sterna hirundo*	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o
o	o	o	o	x	*Sterna fuscata*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o
o	o	o	o	x	*Sterna albifrons*	o	o	o	x	x	x	x	x	o	o	o	o
					Ptéroclididés												
x	o	o	o	o	*Pterocles exustus*	o	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	o
o	x	o	x	o	*Pterocles quadricinctus* ..	x	x	x	x	x	x	o	o	o	o	x	x

Tableau 2 (suite)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					Turnicidés												
x	o	o	o	o	*Turnix sylvatica*	x	x	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o
x	x	o	o	o	*Ortyxelos meiffreni*	x	o	x	o	o	o	o	o	x	x	x	x
					Colombidés												
x	x	o	o	o	*Columba guinea*	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x
o	x	x	o	o	*Streptopelia semitorquata*	x	x	o	o	o	o	o	o	o	x	o	x
x	o	o	o	o	*Streptopelia decipiens*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
x	o	x	o	o	*Streptopelia vinacea*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
x	o	o	o	o	*Streptopelia roseogrisea*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
x	x	o	o	o	*Streptopelia senegalensis*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
x	o	o	o	o	*Oena capensis*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
o	x	o	o	o	*Turtur afer*	x	o	o	o	o	o	o	x	o	x	x	x
x	x	o	o	o	*Turtur abyssinicus*	x	x	x	o	o	o	o	x	x	x	x	x
o	x	x	o	o	*Treron australis*	x	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o
o	x	o	x	o	*Treron waalia*	x	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	x
					Psittacidés												
o	x	o	o	o	*Poicephalus robustus*	o	x	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o
o	x	x	x	o	*Poicephalus senegalus*	x	x	o	x	x	o	o	x	x	o	x	x
x	x	o	o	o	*Psittacula krameri*	x	x	x	o	x	o	o	o	o	o	o	x
					Musophagidés												
o	x	o	o	o	*Musophaga violacea*	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Crinifer piscator*	x	x	x	x	x	x	x	x	o	x	o	o
					Cuculidés												
o	x	o	x	o	*Clamator glandarius*	o	o	o	x	x	o	o	x	o	o	o	o
x	x	o	x	o	*Clamator levaillantii*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	x
o	o	o	x	o	*Cuculus solitarius*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Chrysococcyx klaas*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o
x	o	o	o	o	*Chrysococcyx caprius*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o
x	x	x	x	o	*Centropus senegalensis*	o	x	o	o	x	x	x	x	x	x	o	o
					Strigidés												
x	x	o	o	o	*Tyto alba*	x	x	x	x	o	o	o	o	o	x	x	x
x	o	o	o	o	*Otus scops*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o
x	o	o	o	o	*Otus leucotis*	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Bubo lacteus*	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x
o	x	o	x	o	*Glaucidium perlatum*	o	x	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o

Tableau 2 (suite)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					Caprimulgidés												
x	o	o	o	o	*Caprimulgus eximius*	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Caprimulgus climacurus*	o	o	x	x	x	x	x	x	x	o	o	o
o	x	o	x	o	*Macrodipteryx longipennis*	o	o	x	o	o	x	x	o	o	o	o	o
					Apodidés												
o	x	o	o	o	*Apus caffer*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o
x	x	x	o	o	*Apus affinis*	x	x	x	x	x	x	x	o	o	x	x	x
x	o	o	o	o	*Cypsiurus parvus*	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o	o	o
					Coliidés												
x	o	o	o	o	*Colius macrourus*	x	x	x	o	o	x	x	x	x	x	x	x
					Alcédinidés												
o	x	x	o	o	*Ceryle maxima*	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x
x	x	x	o	o	*Ceryle rudis*	x	x	o	x	o	o	o	o	x	x	x	x
x	x	x	o	o	*Alcedo cristata*	o	o	o	o	o	x	x	o	x	o	o	o
o	x	o	o	o	*Ceyx picta*	o	o	o	o	o	o	x	o	x	o	o	o
x	x	o	o	o	*Halcyon senegalensis*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	x
x	x	o	o	o	*Halcyon chelicuti*	o	o	o	o	o	x	x	o	x	o	o	o
x	x	o	x	o	*Halcyon leucocephala*	o	o	o	o	x	o	x	x	x	x	o	o
					Méropidés												
x	o	o	o	o	*Merops superciliosus*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o
x	o	o	o	o	*Merops orientalis*	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o
o	o	o	x	o	*Merops nubicus*	o	x	o	o	x	x	o	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Merops albicollis*	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o
x	x	x	o	o	*Merops pusillus*	o	x	x	x	x	o	x	x	o	o	o	o
o	x	o	x	o	*Merops bulocki*	x	x	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Merops hirundineus*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o
					Coraciidés												
x	o	o	o	o	*Coracias abyssinica*	o	o	o	x	x	x	x	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Coracias naevia*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o
o	x	o	o	o	*Coracias cyanogaster*	o	o	o	x	o	x	x	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Eurystomus glaucurus*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o

Tableau 2 (suite)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					Upupidés												
o	x	o	o	o	*Upupa senegalensis*	x	o	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o
x	x	x	o	o	*Phoeniculus purpureus*	o	o	o	x	o	x	x	x	x	x	x	o
x	x	o	o	o	*Phoeniculus aterrimus*	x	o	o	o	o	x	x	o	o	x	o	x
					Bucérotidés												
x	x	o	o	o	*Tockus nasutus*	x	x	x	o	o	o	x	x	o	o	x	x
x	o	o	o	o	*Tockus erythrorhynchus*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o	o
o	x	o	o	o	*Tockus fasciatus*	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Bucorvus abyssinicus*	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o
					Capitonidés												
o	x	o	o	o	*Lybius dubius*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o
x	x	x	o	o	*Lybius vieilloti*	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Pogoniulus chrysoconus*	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o	x	o
					Indicatoridés												
o	x	o	o	o	*Indicator indicator*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o
					Picidés												
o	x	o	x	o	*Campethera punctuligera*	o	o	o	x	o	o	x	x	o	o	o	o
o	o	x	o	o	*Campethera maculosa*	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Dendropicos elachus*	x	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Dendropicos obsoletus*	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x
x	x	x	o	o	*Mesopicos goertae*	x	x	x	x	o	o	o	o	o	o	x	x
					Alaudidés												
x	o	o	o	o	*Mirafra javanica*	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o	o
x	o	o	o	o	*Eremopterix nigriceps*	x	x	x	o	o	o	o	o	o	x	x	x
x	o	o	o	o	*Eremopterix leucotis*	x	x	x	x	o	o	o	x	x	x	x	x
x	x	o	x	o	*Galerida cristata*	x	x	x	x	x	x	o	o	x	x	x	x
					Hirondinidés												
x	x	x	x	o	*Hirundo rustica lucida*	o	o	x	x	x	x	x	o	o	o	o	x
o	x	x	o	o	*Hirundo smithii*	x	x	x	x	x	o	x	x	x	x	x	x
o	o	x	x	o	*Hirundo aethiopica*	o	o	x	o	o	o	x	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Hirundo semirufa*	o	o	o	o	x	o	x	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Hirundo senegalensis*	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o
o	x	x	o	o	*Hirundo daurica*	o	x	x	x	x	o	o	o	o	x	x	o
o	o	x	o	o	*Psalidoprocne obscura*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o

Tableau 2 (suite)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					Motacillidés												
o	o	o	x	o	*Motacilla alba vidua*	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Anthus leucophryx*	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	x	o
o	x	o	o	o	*Macronyx croceus*	o	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o	x
					Laniidés												
o	x	o	x	o	*Prionops plumata*	x	o	x	o	x	x	o	o	o	x	o	o
o	x	o	o	o	*Dryoscopus gambensis*	o	o	o	o	o	x	x	o	x	o	o	x
o	o	o	x	o	*Tchagra senegala*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o
x	x	x	o	o	*Laniarius barbarus*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	o	x	o
x	x	x	x	o	*Corvinella corvina*	o	o	x	x	x	x	x	x	o	o	o	o
					Oriolidés												
o	x	o	o	o	*Oriolus auratus*	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o
					Dicruridés												
x	x	x	o	o	*Dicrurus adsimilis*	o	o	x	x	x	x	x	o	o	o	o	o
					Sturnidés												
o	x	o	o	o	*Lamprotornis splendidus*	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o
o	o	x	o	o	*Lamprotornis chalcurus*	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Lamprotornis chalybaeus*	o	o	o	o	o	x	x	x	x	x	o	o
x	x	o	o	o	*Lamprotornis caudatus*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o
x	x	o	o	o	*Spreo pulcher*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
x	o	o	o	o	*Buphagus africanus*	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o	o
					Corvidés												
x	x	o	o	o	*Ptilostomus afer*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Corvus albus*	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o	o
					Campéphagidés												
o	x	o	o	o	*Coracina pectoralis*	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o
					Pycnonotidés												
x	x	x	o	o	*Pycnonotus barbatus*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
o	o	x	o	o	*Andropadus virens*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Chlorocichla flavicollis*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	x	x
o	o	x	o	o	*Bleda canicapilla*	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o

Tableau 2 (suite)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					Muscicapidés												
x	o	o	o	o	*Saxicola torquata*	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Myrmecocichla aethiops*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Cercotrichas podobe*	o	x	x	x	x	x	x	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Cossypha albicapilla*	o	o	o	o	o	x	o	x	o	o	o	x
o	x	o	o	o	*Cossypha niveicapilla*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o
o	x	x	o	o	*Turdus pelios*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	x	o	o
x	x	x	o	o	*Turdoides plebejus*	x	o	x	x	x	x	x	x	x	x	o	x
o	x	x	o	o	*Turdoides reinwardii*	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x
x	x	o	o	o	*Acrocephalus boeticatus*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Cisticola erythrops*	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Cisticola cantans*	o	x	o	x	x	o	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Cisticola lateralis*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Cisticola galactotes*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o
o	x	o	o	o	*Cisticola natalensis*	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Cisticola brachyptera*	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o
x	x	o	o	o	*Cisticola juncidis*	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o
x	o	o	o	o	*Cisticola aridula*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o	o
x	o	o	o	o	*Prinia clamans*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
o	x	o	o	o	*Prinia erythroptera*	o	o	o	o	o	x	x	o	x	o	o	x
x	x	x	o	o	*Prinia subflava*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	x
o	x	o	o	o	*Hypergerus atriceps*	o	o	o	o	o	o	x	o	o	x	x	o
x	x	o	o	o	*Camaroptera brachyura*	o	o	o	o	o	x	x	x	x	x	x	o
x	o	o	o	o	*Eremomela icteropygialis*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
o	x	o	o	o	*Eremomela pusilla*	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Sylvietta brachyura*	o	o	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
x	o	o	o	o	*Muscicapa aquatica*	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o
o	o	x	o	o	*Fraseria cinerascens*	o	o	o	o	x	o	o	o	x	o	o	o
o	x	x	o	o	*Melaenornis edolioides*	o	o	o	o	o	o	x	o	x	o	o	o
o	x	o	o	o	*Bradornis pallidus*	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Batis senegalensis*	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o
o	x	x	o	o	*Platysteira cyanea*	x	o	x	o	o	o	o	o	o	o	x	x
o	x	o	o	o	*Terpsiphone rufiventer*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Terpsiphone viridis*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o

Tableau 2 (suite)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
					Rémizidés												
x	o	o	o	o	*Remiz punctifrons*	o	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Remiz parvulus*	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o
					Nectariniidés												
o	o	x	o	o	*Anthreptes collaris*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x
x	x	o	x	o	*Anthreptes platura*	o	x	x	o	o	o	o	o	x	o	x	o
o	x	o	o	o	*Nectarinia senegalensis*	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Nectarinia venusta*	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o	o	o
o	x	o	o	o	*Nectarinia cuprea*	o	o	o	o	x	x	o	o	x	x	o	o
o	o	x	o	o	*Nectarinia coccinigaster*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o
x	x	x	o	o	*Nectarinia pulchella*	x	x	x	o	o	x	x	x	x	x	o	x
					Zostéropidés												
o	x	o	o	o	*Zosterops senegalensis*	o	o	o	o	x	o	o	o	o	o	o	o
					Embérizidés												
o	x	o	o	o	*Emberiza tahapisi*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o
					Fringillidés												
x	x	o	o	o	*Serinus leucopygius*	x	x	x	x	o	o	o	o	x	x	x	x
					Plocéidés												
x	x	o	o	o	*Ploceus luteolus*	o	o	o	o	x	x	x	x	x	x	x	o
x	x	o	o	o	*Ploceus velatus*	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o
o	x	o	o	o	*Ploceus heuglini*	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o	o
x	x	x	o	o	*Ploceus cucullatus*	o	o	o	o	x	x	x	x	x	x	x	o
x	x	x	o	o	*Ploceus melanocephalus*	o	o	o	x	x	x	x	x	x	x	x	o
o	x	x	o	o	*Ploceus nigricollis*	o	o	o	o	o	x	x	x	x	x	o	x
o	o	x	o	o	*Malimbus nitens*	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o	o
x	o	o	o	o	*Quelea quelea*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o
x	x	o	o	o	*Euplectes afer*	o	o	o	o	x	x	x	x	x	o	o	o
o	x	o	o	o	*Euplectes hordeaceus*	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o	o
x	x	o	o	o	*Euplectes orix*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	o
x	o	o	o	o	*Bubalornis albirostris*	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o
o	x	o	o	o	*Plocepasser superciliosus*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o
x	o	o	o	o	*Passer domesticus*	o	o	o	x	x	x	o	o	o	o	o	o
x	x	x	o	o	*Passer griseus*	o	o	x	x	o	o	x	x	x	x	x	o

Tableau 2 (suite)

Régions					Espèces aviennes	Mois de pontes											
1	2	3	4	5		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
x	o	o	o	o	*Passer luteus*	x	x	x	o	o	o	x	x	x	x	x	x
x	o	o	o	o	*Petronia xanthocollis*	o	o	o	o	o	x	x	x	x	o	o	o
o	x	o	o	o	*Petronia dentata*	o	o	x	o	o	o	o	x	x	o	o	o
x	o	o	o	o	*Sporopipes frontalis*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x
x	o	o	o	o	*Vidua macroura*	o	o	o	o	o	o	o	x	x	o	o	o
x	x	o	o	o	*Vidua chalybeata*	x	x	x	x	x	o	o	o	x	x	x	x
					Estrildidés												
o	x	x	o	o	*Spermophaga haematina*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x
x	o	o	o	o	*Amadina fasciata*	x	x	x	o	o	o	o	x	x	x	x	x
x	o	o	o	o	*Pytelia melba*	x	x	x	x	o	x	o	x	x	x	x	x
o	x	o	o	o	*Pytelia phoenicoptera*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o
x	x	o	o	o	*Estrilda troglodytes*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	x
o	x	o	o	o	*Estrilda caerulescens*	o	o	o	o	o	o	o	o	x	o	o	o
x	x	x	o	o	*Estrilda bengala*	x	x	o	o	o	o	x	x	x	x	x	x
o	x	o	o	o	*Lagonosticta rufopicta*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	x
x	x	o	o	o	*Lagonosticta senegala*	x	x	x	x	x	o	o	x	x	x	x	x
x	o	o	o	o	*Amandava subflava*	x	o	o	o	o	o	o	o	o	x	x	x
x	o	o	o	o	*Ortygospiza atricollis*	x	x	o	o	o	o	o	o	x	x	x	x
x	x	o	o	o	*Lonchura malabarica*	x	x	x	x	x	o	o	o	x	x	x	x
o	x	x	o	o	*Lonchura cucullata*	o	o	o	x	o	o	o	o	x	x	x	x
159	166	60	55	9	Totaux	84	79	88	85	86	102	116	108	116	95	92	98

x: reproduction pour la région géographique et les mois donnés.
o: absence de reproduction pour le mois ou la région géographique.

Régions géographiques: 1: Richard-Toll, 2: Gambie, 3: Casamance, 4: Autres régions, 5: Oiseaux marins.

Les régions de Richard-Toll et de Gambie ont été les mieux prospectées avec 159 espèces pour la première et 166 pour la seconde, 83 étant communes, et celle de Richard-Toll sans doute la mieux documentée des deux. Le Tableau 3 montre une reproduction importante toute l'année, et spécialement en saison des pluies. Le décalage des dates de saison des pluies entre la Gambie (mai–octobre) et la région de Richard-Toll (juillet–octobre) entraîne un décalage égal du maximum d'espèces nicheuses: juin/juillet dans le premier cas ; août/septembre/octobre dans le deuxième.

Tableau 3: Répartition mensuelle (en %) des espèces nichant dans 2 régions à pluviométrie différente et pour l'ensemble de la Sénégambie.

Régions	Mois de reproduction												Nombre moyen mensuel d'espèces
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
Richard-Toll	8	7	7	6	6	8	9	**11**	**12**	**11**	9	8	58±14
Gambie	5	5	9	8	9	**10**	**12**	9	9	7	9	8	36± 7
Sénégambie	8	7	7	7	8	9	10	9	10	8	9	8	99±12

Pour la région de Richard-Toll, nos connaissances ont augmenté qualitativement et quantitativement:

— qualitativement: les nids de 23 nouvelles espèces ont été trouvés, 16 d'entre elles étaient connues résidentes, mais leur nid restait à découvrir; les 7 autres sont nouvelles pour la région, leur reproduction tient soit:

— à des facteurs climatiques tels que la succession d'années sèches dont 1972 fut le point culminant (*Eremopterix nigriceps, Passer luteus, Cursorius cursor* ont étendu leur aire de nidification vers le sud);

— à l'aménagement de sites de nidification dans le Parc National des Oiseaux du Djoudj (*Pelecanus onocrotalus, Leptoptilos crumeniferus*);

— à l'arrivée inexpliquée de deux espèces: *Passer domesticus* (introduction par cargo?) et *Columba guinea* (urbanisation).

— quantitativement: le nombre de nids trouvés par espèce a augmenté; les nouveaux nids ont été recensés à la fois en des mois déjà connus, mais aussi en des mois jusqu'ici inconnus modifiant dans bien des cas le statut des espèces nicheuses. Comparé au Tableau 1, le tableau 4 montre à la fois un plus grand nombre d'espèces nichant pendant les pluies (77 % contre 66 %) en même temps qu'une diminution du nombre d'espèces se reproduisant uniquement pendant les pluies (26 % contre 47 %): beaucoup d'espèces, par conséquent, ont une saison de reproduction plus longue que celle qui avait été précédemment définie (Tableau 5).

Tableau 4: Nouvelle répartition des espèces nicheuses autour de Richard-Toll suivant les saisons.

Saisons	Sèche			Pluies	Toute l'année	Incertaine[2])	Totaux
	froide + chaude	froide	chaude				
Sèche:							
— froide + chaude [1])	6						6+(14)
— froide		8			(6)	(8)	8
— chaude			9				9
Pluies	12	12	13	26	(6)	(8)	63+(14)
Totaux	18	20	22	26	(6)	(8)	100

[1]) durée variable: la reproduction pouvant avoir lieu pendant toute la saison froide (novembre à février) et chaude (mars à juin) ou seulement à cheval sur ces deux saisons.

[2]) nids trouvés à des dates discontinues (à la fois en saison sèche et pendant les pluies).

Tableau 5: Durée (mois) de la saison de reproduction des espèces nicheuses autour de Richard-Toll (en %).

Durée de la reproduction (mois)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Incertaine[3])
Espèces (%)	20	12	14	16	6	4	2	4	4	4	0	6	8

[3]) Incertaine: dates de ponte réparties d'une façon discontinue au cours de l'année.

Les tableaux seront vraisemblablement remaniés par la suite, car la reproduction de 32 % des espèches nichant seulement un ou deux mois tient essentiellement à un manque de données. L'accumulation des données aboutit donc non pas à la confirmation des limites déjà acquises, mais plus souvent à une extension temporelle de la saison de reproduction et souligne l'aptitude de beaucoup d'espèces à nicher dans des conditions très différentes. Cependant les espèces à longue saison de reproduction montrent habituellement une préférence pour certains mois de l'année: ainsi, chez *Vanellus tectus* (n = 257), la reproduction s'étend sans discontinuité de février à août avec un maximum (83 %) entre avril et juin et, curieusement, le 257 ème nid se place en décembre; chez *Pterocles exustus* (n = 145), qui niche continuellement de février à novembre, le maximum s'observe en avril/mai (45 %). Ces préférences se trouvent encore respectées quand les conditions (trophiques le plus souvent en relation avec les variations interannuelles de la pluviométrie) sont défavorables. Ainsi, les *Streptopelia* nichent toujours à la fin de la saison des pluies et au début de la saison sèche (septembre–février) et continueront ensuite, en nombre plus ou moins grand, certaines années seulement. *Passer luteus* niche habituellement d'août à octobre, mais une année sa nidification s'est prolongée jusqu'au mois d'avril de l'année suivante. Il est vraisemblable aussi que ces longues reproductions sont assumées par les mêmes parents, comme cela a pu être prouvé chez *Lagonosticta senegala* (Morel, M.-Y., 1973). Remarquons, enfin, que les conditions qui pourraient apparaître défavorables à la reproduction en saison sèche chaude (températures maximales, épuisement des réserves alimentaires, en particulier des graines) n'empêchent pas la reproduction: 6 % (nichant à la fois en saisons sèche froide et chaude) et 14 % (nichant toute l'année) auxquelles s'ajoutent 22 % d'espèces commençant à nicher à cette période (dont 13 % continueront en saison des pluies), soit un total de 42 %. C'est aussi pendant cette même période que l'on enregistre, comme on l'a vu, les pics de reproduction de *Vanellus tectus* et *Pterocles exustus.* On peut y voir l'action de l'allongement de la durée de l'éclairement journalier (maximum en juin de 13 heures) et du passage du soleil au zénith (début mai), qui provoquerait une reprise d'activité de nombreuses espèces ligneuses et inciterait sans doute certaines espèces aviennes à se reproduire.

Remerciements

Nous remercions bien vivement M. M. Dupuy, A. R., Directeur des Parcs Nationaux du Sénégal, R. P. Sala, A. (Casamance), Jarry, G., Ndao, B. et notre collègue, Germain, M. pour nous avoir aimablement communiqué leurs données, Messieurs Abdourahmane Dieng et Amadou Sakho, techniciens à l'O.R.S.T.O.M., pour la recherche des nids dans la région de Richard-Toll et Madame Jourdan, M. pour l'établissement du tableau des nidifications.

Summary

This paper is essentially a detailed account of the breeding dates of 283 species in Senegambia (i. e. about 60 % of all the species so far recorded for this region). Richard-Toll region with 159 species and the Gambia with 166 species are especially well documented: breeding is important throughout the year but more so during the rains. More intensive research made near Richard-Toll showed that the length of the breeding season is most variable so that nesting occurs under very different climate conditions. 77 % of the species breed during the rains but only 26 % are true rainy season nesters; the others reproduce both during the rains and a) during the cool dry season (12 %), b) during the warm dry season (13 %), c) both during the cool dry and warm dry season (26 %). Some species breed only during the cool dry months (8 %), the warm dry months (9 %) and even in all dry months (6 %).

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit gibt eine Zusammenstellung der Brutdaten von 283 Vogelarten in Senegambien, d. h. von etwa 60 % aller bisher von dort bekannten Spezies. Das Gebiet um Richard-Toll mit 159 Arten und Gambia mit 166 Arten sind besonders gut erfaßt: die Zahl der hier brütenden Arten ist zu allen Jahreszeiten beträchtlich, am größten aber während der Regenzeit. Genauere Untersuchungen bei Richard-Toll zeigten, daß die Brutperioden auch über die bisher bekannten Monate hinaus ausgedehnt werden können, so daß die Brut unter sehr verschiedenen Klimabedingungen stattfinden kann. 77 % der Arten brüten in der Regenzeit, ausschließlich in dieser Jahreszeit aber nur 26 %; die übrigen brüten auch noch während des kühlen Abschnitts der Trockenzeit (12 %) oder während deren heißen Abschnitts (13 %) oder während beider Abschnitte dieser Jahreszeit (26 %). Ausschließlich während der kühlen Monate der Trockenzeit brüten 8 % der Arten, während der heißen und trokkenen Monate 9 %, während der gesamten Trockenzeit 6 % der Arten.

Bibliographie

Gore, M. E. J. (1981): Birds of the Gambia. — British Ornithologists' Union, London, 130 p.

Jensen, J. V., & J. Kirkeby (1980): The birds of the Gambia, an annotated check-list and guide to localities in the Gambia. — Aros Nature Guides, 284 p.

Jones, P. J., & P. Ward (1976): The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch-size in the Red-billed *Quelea quelea.* — Ibis 118: 547–574.

Lack, D. (1968): Ecological adaptations for breeding in birds. — Methuen, London, 409 p.

Moreau, R. E. (1936): Breeding seasons of birds in East African evergreen forest. — Proc. zool. Soc. London 1936: 631–653.

— (1950): The breeding seasons of African birds. — Ibis 92: 223–267.

Morel, G. (1969): Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais. — Mémoires O.R.S.T.O.M. n° 29, 179 p.

— (1972): Liste commentée des oiseaux du Sénégal et de la Gambie. — O.R.S.T.O.M., Dakar, 139 p. ronéotypé.

— (1980): Liste commentée des oiseaux du Sénégal et de la Gambie, Supplément n° 1. — O.R.S.T.O.M., Dakar, 36 p. ronéotypé.

— & M.-Y. Morel (1962): La reproduction des oiseaux dans une région semi-aride: la vallée du Sénégal. — Alauda 30: 161–203, 241–269.

— & — (1978): Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal. Etude d'une communauté avienne. — Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., 13: 347–258.

Morel, M.-Y. (1973): Contribution à l'étude dynamique de la population de *Lagonosticta senegala* (Estrildidés) à Richard-Toll (Sénégal). Interrelation avec le parasite *Hypochera chalybeata* (Müller) (Viduinés). — Mémoires Mus. Hist. nat. Paris, N. S., sér. A, Zool., 78, 156 p., 10 pl.

Adresse des auteurs: Dr Gérard J. Morel, O.R.S.T.O.M. et Dr Marie-Yvonne Morel, C.N.R.S., B.P. 20, Richard-Toll, Sénégal.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Spielverhalten und Komfortbewegungen beim Grünflügelara (*Ara chloroptera* G. R. Gray)

von

GISELA und KURT DECKERT

Einleitung

Spielverhalten ist bei Vögeln weit seltener als bei Säugetieren beobachtet worden. Man kennt es von Rabenvögeln, dem Kolkraben (*Corvus corax*) (Gwinner 1966) und der Elster (*Pica pica*) (eigene Beobachtung, unveröffentl.), von Greifvögeln (Koehler 1965) und vor allem vom Kea (*Nestor notabilis*) (Keller 1975).

Ein ausgeprägtes Spielverhalten zeigten unsere beiden Grünflügelaras. Der eine Vogel, wie sich später herausstellte ein ♀, gelangte 1974 zu uns, der andere, ein ♂, 1976. Dieses zog sich in der Quarantäne eine Verletzung zu, weil es seinen Fußring so eng zusammenpreßte, daß nach einer Phlegmone und Sehnenbeschädigung der Fuß zwar seine Greiffähigkeit einbüßte, die Zehen aber erhalten blieben, wodurch es auf diesem Bein wenigstens zu stehen vermag. Im übrigen ist der Vogel in seinem Klettervermögen oder anderweitig kaum behindert. Das Alter der beiden Vögel ist uns unbekannt. Sie hatten bereits eine hellgelbe Iris, als sie zu uns kamen, es waren also keine Jungvögel mehr. Der fußkranke Ara mußte lange vom Tierarzt behandelt werden, und so konnten wir ihn erst 1977 zu dem ♀ setzen.

Die Unterkunft bestand aus einem Innenraum (Grundfläche: 2,50 × 1,50 m, Höhe: 2,75 m) und einem mit ihm verbundenen Außengehege (Grundfläche: 3,00 × 2,50 m, Höhe: 2,60 m), das sie in der warmen Jahreszeit nach Belieben aufsuchten.

Wir konnten die Aras von unserem Schreibtisch aus beobachten. Das sehr zahme ♀, leider ein Federfresser, und das anfangs scheue ♂ gewöhnten sich bald an unsere ständige Gegenwart. Sie waren nur durch eine zum Teil vergitterte Glastür von uns getrennt. Auch die Voliere lag unmittelbar vor dem Fenster unserer Arbeitsplätze. Oftmals blieb die Glastür geöffnet, auch dann ließen sich die Aras bei näherem Herantreten weder durch die Beobachtung noch durch Fotografieren in ihrem Verhalten stören.

Neben dem Spielverhalten werden einige erwähnenswerte Komfortbewegungen des Grünflügelaras beschrieben. Weitere Ausdrucksbewegungen bleiben einer späteren Darstellung vorbehalten. Das äußerst auffällige

Imponiergehabe wird hier nur angesprochen, sofern es für das Spielverhalten als Rahmenhandlung (Tembrock 1958) auftrat.

Spielverhalten

Bewegungsspiele

Den Keas ähnlich zeigten auch unsere Grünflügelaras Bewegungsspiele. Sie hängten sich mit dem Schnabel an einen Zweig und strampelten mit den Beinen oder drehten sich mehrmals kopfüber um einen Ast. Auffallend ist die außerordentliche Geschicklichkeit der großen Vögel beim Fliegen und Landen selbst in einem verhältnismäßig kleinen Raum. Wie ein Hubschrauber können sie auf der Stelle wenden, fast senkrecht nach oben fliegen und sich mehrere Minuten an einem nur $^1/_2$ cm breiten Rand des Türrahmens festhalten.

Das weit spielfreudigere ♂ hing oft mit dem intakten Fuß an der Sitzstange, ließ los und flatterte, einen Salto vollführend, geschickt auf einen tiefer liegenden Ast.

Wie Amazonen und ähnlich den „Verrenkungen" der Keas (Keller 1975) führte das ♂ mit dem Vorderkörper ruckartige, kreisende Bewegungen aus, wobei es ein Bein nach hinten streckte und sich mit dem Bauch auf die Sitzstange legte. Auch turnte es gern an den Rändern der Bleche, die wir, um die Wände vor den zerstörerischen Schnäbeln zu schützen, anschließend an die Decke des Innengeheges angebracht hatten. Der Ara hatte auf der Fläche des glatten Bleches an einer Stelle eine nur 2 mm herausragende Schraube entdeckt, an der er sich mit dem Schnabel nach oben ziehen konnte. Das ♀ versuchte vergeblich ein Gleiches zu tun, probierte es aber stets an einer ungeeigneten Stelle, so daß es keinen Halt fand.

Spiel mit Objekten

Zur Nahrung der Aras, wie auch der anderen Papageien, gehören Knospen, Blätter und die Rinde von Zweigen, mit denen sie sich auch gern im Spiel beschäftigen. Dicke Äste zernagen sie zu Spänen. Deutlich bevorzugt wurden aber die verschiedensten Gegenstände und zwar nicht nur aus Holz, sondern vor allem aus Metall. Neue, ihnen noch nicht bekannte Dinge untersuchten sie zunächst durch Betasten mit der Zunge (Smith 1975), und darauf wurden sie mit dem Schnabel bearbeitet. Wie bei anderen neugierigen Tieren wird auch bei den Aras das Interesse an einem Objekt erheblich gesteigert, wenn es nicht widerstandslos zu erlangen ist. Wenn das zahme ♀ bei uns auf der Schulter saß, trachtete es danach, die Knöpfe unserer Kleidung abzubeißen, was ihm meist schneller gelang, als man es verhindern konnte. Bei Knöpfen außerhalb der Reichweite des Schnabels wurde die

Jacke mit dem Schnabel herangezogen, dann mit dem Fuß festgehalten und der Vorgang solange wiederholt, bis der Knopf gefaßt werden konnte. Dieses „Schöpfen" (Altevogt 1954) oder „Putten" (Summa 1958) findet man oft bei Vogelarten, die den Fuß zum Festhalten der Nahrung gebrauchen. Im Vergleich zu unserer zahmen Nebelkrähe bewies der Ara beim „Schöpfen" eine weit größere Geschicklichkeit.

Sehr beliebt als Spielzeug war eine Holzhantel, wie sie für Hunde in Gebrauch ist. Sie wurde nicht nur beknabbert, sondern vom ♂ auch mit dem Fuß nach hinten weit von sich gestreckt oder nach vorn weggeworfen und wiedergeholt. Die halbe Schale einer Kokusnuß rollte das ♂ mit Fuß und Schnabel auf dem waagerechten Dach des Brutkastens hin und her. Offenbar viel Spaß hatten sie an Flaschenöffnern oder an einem Schlüsselbund. Mit einer 10 cm langen und aus 9 Gliedern zusammengesetzten Kette beschäftigten sie sich, und wieder bevorzugt das ♂, ununterbrochen bis zu einer halben Stunde. Die Kette wurde in den Blechnapf, in dem sich das Trinkwasser befand, geworfen, geschüttelt und hin und her geschwenkt.

Da die Aras nur ungern zum Boden ihrer Unterkunft herabstiegen, brachten wir Futter- und Trinknäpfe an ihren Sitzstangen an, und weil sie schnell dabei sind, etwas zu demontieren, mußten wir uns immer wieder etwas Neues einfallen lassen, diese Blechgefäße (Konservendosen) nach anderen Methoden zu befestigen. Als die beste Lösung ergab sich: Ein 125 mm langes und 18 mm starkes Stück Rundeisen versahen wir an seinen beiden Enden zur Aufnahme der Blechgefäße mit einer Schelle aus Aluminium. Diese Einrichtung wurde mittels einer Holzschraube durch eine Bohrung in der Mitte der Eisenstange auf der Sitzgelegenheit befestigt. Die Blechgefäße schraubten wir in den Schellen fest, so daß wir zur täglichen Reinigung der Näpfe die Muttern nur um einige Windungen zu lockern brauchten. Anfangs hatten wir Flügelmuttern verwendet, die sich leicht drehen ließen. Bald jedoch hatte das ♂ herausgefunden, diese Muttern in weniger als einer Minute zu lösen, wußte sie auch in der erfolgreichen Richtung zu drehen. War die Schelle gelockert, dann drückte der Vogel den Napf nach unten durch, warf ihn hinab oder spielte mit ihm, d. h. er versah die Konservendose mit unzähligen Löchern und zerknetete sie schließlich zu einem flachen Stück Blech. Es konnte auch sein, daß der Ara den Napf zunächst nicht in der geschilderten Weise zerstörte, sondern ihn mit dem Fuß hielt und mit dem Unterschnabel aus einem anderen Gefaß Körner hineinschaufelte.

Um das Abmontieren der Näpfe einzuschränken, verwendeten wir fortan m-8-Maschinenschrauben, deren Muttern mit einem Schlüssel festgezogen werden mußten. Trotzdem gelang es dem ♂ noch oft genug, sie abzudrehen. Dies geschah in der folgenden Weise: Die Ober- und Unterschnabelenden erfaßten kraftvoll die Mutter und lockerten sie. Mit der Spitze des Oberschnabels und der Zunge im Wechsel, stets in der seiner Absicht entspre-

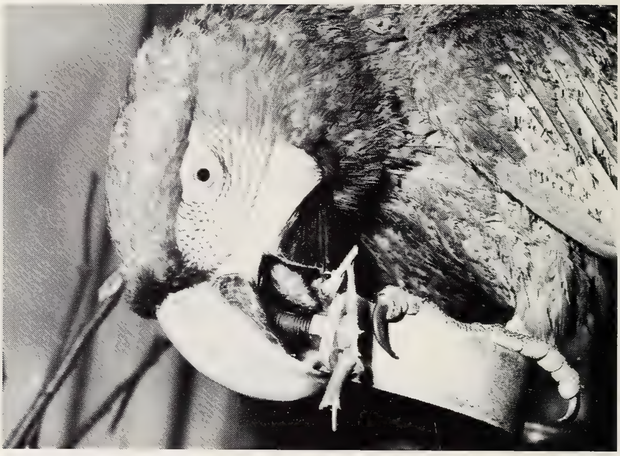


Abb. 1: Zuhilfenahme von Rinde beim Abdrehen einer Mutter

chenden Richtung, drehte der Vogel die Mutter ab. Nicht immer gelang es sogleich, die Verschraubung zu öffnen. In diesem Fall nahm der Ara ein Stück Rinde, einen Zweig, ein Blatt oder manchmal ein Steinchen und klemmte es zwischen den Unterschnabel und die zu lockernde Mutter (Abb. 1), ähnlich wie man selbst, um die Reibung zu erhöhen, ein Tuch zu Hilfe nimmt, wenn sich ein Gefäß schwer öffnen läßt. Diese Methode wandten beide Aras auch bei sehr hartschaligen Nüssen an.

Eine leicht zu bewegende Mutter drehte der Ara oftmals sehr rasch vom Gewinde, indem er sie mit der Zunge in Schwung versetzte. Nachdem er sich einige Zeit mit der Mutter beschäftigt hatte, ließ er sie fallen, zog die Schraube aus der Schelle heraus, benutzte sie, mit dem Fuß fassend, zur Reinigung des Unterschnabels oder knabberte daran.

Auch auf die Holzschraube, mit der die Haltevorrichtung der Futternäpfe an der Sitzstange beweglich angebracht war, hatte es das Ara-♂ immer wieder abgesehen. 3 Wochen lang beschäftigte es sich täglich etwa $^1/_2$ Stunde mit dieser Schraube, klemmte eifrig einen Streifen frischer Rinde dazwischen, schaffte es dann endlich, sie herauszudrehen und die ganze Vorrichtung mit den Näpfen zu demontieren.

Mit weit geringerer Ausdauer und ohne Erfolg versuchte auch das ♀ an den Schrauben zu drehen. Überhaupt spielte es höchstens $^1/_2$ Stunde lang mit einem Gegenstand, das ♂ aber bis zu 1 Stunde hintereinander. Nach 2-3 Tagen erlosch das Interesse an einem Objekt, und andere Spiele wurden „Mode".

Immer aber blieb eine 55–105 mm lange m-8-Schraube mit Mutter für beide ein beliebtes Spielzeug. Wiederholt war das ♂ dabei zu beobachten, wie es, eine solche Schraube aufrecht mit dem Fuß haltend, versuchte, die soeben abgedrehte Mutter wieder heraufzudrehen, dabei fiel sie meist auf den Boden. Als wir dem Vogel jedoch eine nur wenig größere Mutter anboten, gelang es ihm sogleich, sie auf das Gewinde zu bringen und sie bis zu 5 mal hintereinander herauf- und herunterzudrehen. Um den gewünschten Erfolg zu haben, mußte er die Mutter zwischen die Spitze des Ober- und Unterschnabels klemmen und ganz behutsam auf die Schraube setzen (Abb. 2). Das gleiche gelang ihm auch mit der horizontal stehenden Schraube an der Schelle des Trinknapfes und dies sogar einmal mit einer auf das Gewinde passenden Mutter. Wurde dem Ara ♂ eine längere Schraube mit einer größeren und darüber mehreren passenden Muttern gereicht, dann drehte er meistens die 2 oder 3 passenden eiligst herunter, legte sie beiseite und beschäftigte sich mit der größeren in der geschilderten Weise.

Begehrtes Spielzeug trugen die Aras lange mit sich herum, legten es beim Fressen in den Napf, um es darauf gleich wieder zu nehmen. Gelegentlich trug das ♂ alle Spielsachen auf das Dach des Brutkastens und legte sie dicht zusammen oder aufeinander: Schlüsselringe, Schrauben, Muttern, Flaschenöffner. Immer wieder suchte es sich eine Beschäftigung. Mehrmals

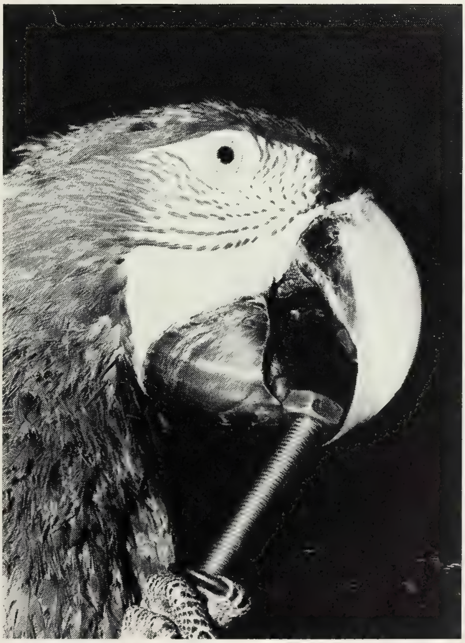


Abb. 2: Eine Mutter wird auf die Schraube gebracht

wickelte es sich Bindfäden um die abstehenden Zehen seines steifen Fußes, und einmal tat er das gleiche mit Blumendraht.

Unbekannten Dingen gegenüber, die wir dem Ara-♂ anboten, verhielt es sich ängstlich. Es überließ dem zahmen und nicht mißtrauischen ♀ das Abnehmen und prüfende Betasten, und darauf bedrängte er seine Partnerin, ihm den Gegenstand zu überlassen. Einfach dem anderen das Spielzeug wegreißen, gab es bei den Aras so wenig wie bei den Keas (Keller 1975). Durch die aufdringliche Hartnäckigkeit gelangte er aber meistens sehr schnell zum Ziel. Von Kokosnußschalen trennte sich das ♀ nicht so leicht. Nach vielen vergeblichen Annährungsversuchen zeigte das ♂ eine Serie von Imponierbewegungen und äußerte dazugehörige Rufe, auf die seine Partnerin überhaupt nicht reagierte. Sie wehrte ihn mit Fußtritten oder Schnabelschlägen ab, und schließlich schlug sie ihm mit der Kokusnußschale über den Schnabel. Wenn dann das ♂ dieses Spielzeug endlich erwischt hatte, wurde es ihm nach einiger Zeit über, und nun versuchte er das ♀ anzuregen, sich von neuem dafür zu interessieren (Abb. 3). Er rückte dicht an seine Partnerin heran und schwenkte den Gegenstand (die Kokusnuß-

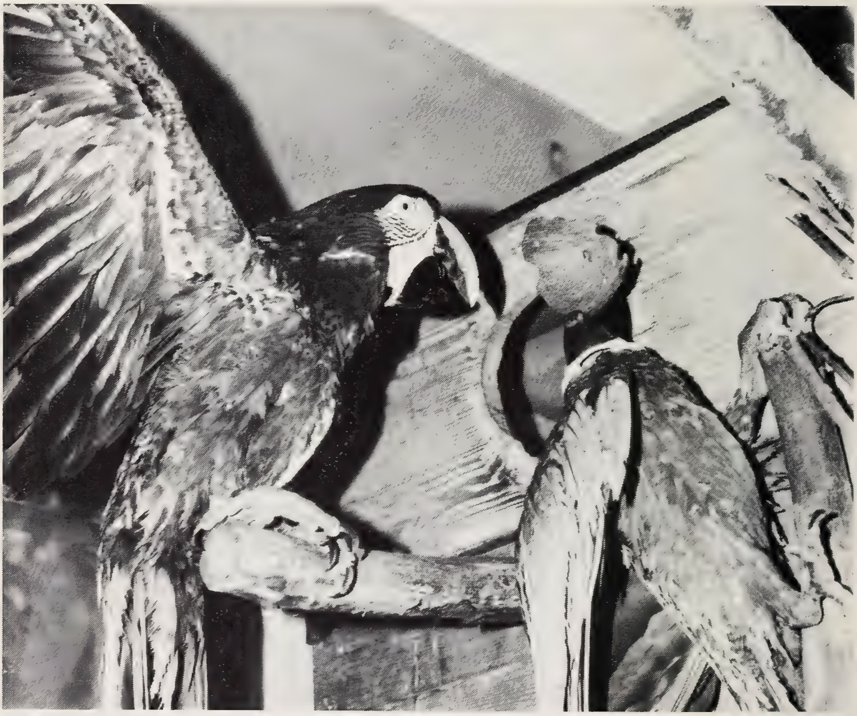


Abb. 3: Spiel mit der Kokusnußschale

schale, einen Tannenzapfen, eine Hantel) im Fuß haltend vor ihrem Schnabel hin und her. Wollte sie nun zufassen, zog er rasch den Gegenstand weg. Mit einem Flaschenöffner im Fuß rollte er vor ihr auf dem Dach des Nistkastens auf dem Rücken liegend hin und her. Als sie darauf nicht reagierte, stand er auf und warf ihr das Spielzeug auf den Rücken. Jetzt ergriff sie es doch und flog damit hinaus in die Voliere.

Das ♀ verhielt sich nicht anders, wenn es einen Gegenstand vom ♂ begehrte, und vollführte ebenfalls eine Serie von Imponierbewegungen. Nicht selten machten sie mit Stöcken und Bindfäden Tauziehen.

Kampfspiele

Die ersten Ansätze zu einem Kampfspiel beobachteten wir 8 Tage nach dem Zusammensetzen der vorher getrennt untergebrachten Aras. Sie hatten sich gerade gegenseitig ein wenig geputzt, da trat das ♂ dem etwas tiefer sitzenden ♀ unter Körperverrenkungen zärtlich auf den Kopf, worauf das ♀ bald in der gleichen Weise reagierte. Nebeneinanderrückend, faßten sie sich gegenseitig am Lauf oder an den Zehen und versuchten einander das Bein wegzuziehen.

Von nun an gehörten Kampfspiele fast zu ihren täglichen Gewohnheiten, die dann nach 4 Jahren durch ihren ersten Brutversuch und später noch einmal durch Ernstkämpfe unterbrochen wurden.

In den ersten Wochen spielten beide an einer Eisenschiene an der Decke des Innenraumes ihrer Behausung. Mit einem Fuß sich festhaltend, hingen sie kopfunter ohne Unterbrechung bis zu 10 Minuten. Dabei schlugen sie sich täppisch mit den Schnäbeln und dem freien Fuß und rempelten sich an. Nachdem die Aras die Eisenschiene abmontiert hatten, balgten sie sich zunächst auf der Sitzstange. Bald aber entdeckten sie gute Spielmöglichkeiten auf dem flachen waagerechten Dach (60 × 60 cm) ihres Nistkastens. Das Spiel begann hier meist so, daß das ♂ über die Schulter auf den Rücken rollte und das ♀ ihm auf den Bauch sprang. Nun trachtete jeder, nach des anderen Zehen oder Schnabel zu schnappen oder mit dem Fuß zu fassen. Der jeweils Angegriffene wußte meist, sich solchen Attacken blitzschnell zu entziehen. Oft hielten sie sich wechselseitig die Schnäbel mit den Zehen zu. Ein anderes Mal wurde mehr mit Stirn und Kopfoberseite geschubst. Bisweilen lagen sie beide auf der Seite, die Brust einander zugekehrt, und bearbeiteten sich mit Fuß und Schnabel, oft mit weitausgebreiteten Flügeln. Dieses Gerangel konnte pausenlos bis 30 Minuten dauern. Stets warf sich nur das aktivere und zunehmend dominante ♂ auf den Rücken, das ♀ nie, also gerade der Partner, der im Ernstkampf über dem anderen stehen würde.

Im Gegensatz zu Keas (Keller 1975) und auch zu Wölfen (Zimen 1971), die stets stumm Kampfspiele ausführen, waren die Balgereien bei den Aras, ähnlich wie bei Hunden, von an- und abschwellenden Knurr- und Knarrlauten begleitet, die grollend brummend und recht aggressiv klangen. Sie gingen oft auch in ziemlich laute Protestrufe über, wahrscheinlich dann, wenn einer allzu stark gekniffen hatte. Nach Hick (1962) äußerte ein zahmer, mit dem Menschen spielender Hyazinthara ebenfalls knarrende Laute.

Da das ♂ viel aktiver und damit auch spielfreudiger war als das ♀, versuchte es oft, die dösende Partnerin zum Kampfspiel aufzufordern. Es flog auf sie zu, flatterte über ihr, trat sie kurz mit beiden Füßen auf den Rücken und flog wie ein Hubschrauber senkrecht ein Stück höher auf den Nistkasten, hier sich auf den Rücken werfend. Ging das ♀ darauf nicht ein, versuchte er es in derselben Weise noch einmal, oder er machte auf dem Kasten allerlei Verrenkungen, stand minutenlang Kopf und strampelte mit den Beinen in der Luft, ähnlich wie Keller (1975) bei den Keas beschreibt, und äußerte hohe Quietschlaute. Ja, er rollte um seine Längsachse, und mehrmals sahen wir ihn Purzelbaum machen, wie es die Keas ebenfalls tun. Auch streckte er ihr auf dem Rücken liegend beide Füße gleichzeitig oder alternierend entgegen, wie ein Unterlegener bei der Verteidigung, nur etwas übertrieben.

Gelegentlich forderte auch das ♀ zum Spielen auf, indem es dem ♂ die Beine wegzog oder ihm mit der Schnabeloberseite vor die Brust stieß, worauf es sogleich spielbereit umfiel. Einmal zog sie ihn am Flügel von der Wand herunter, an der er gerade kletterte, oder sie zog ihn am Schwanz. Öfter hatte das ♀ als erste genug vom Spiel und wollte sich zur Ruhe zurückziehen, worauf es vom ♂ am Schwanz festgehalten wurde.

Ab und zu machten sie Kampfspiele auch im Innern des Nistkastens. Besonderes Vergnügen hatten sie daran — wie es schien — sich unter einen Ast zu hängen, auf dem der Partner saß. Der obere versuchte dann dem anderen auf den Kopf zu treten und der untere dem Partner in die Zehen zu zwicken, und dieser wiederum probierte, mit dem Schnabel seinen Gefährten abzuhängen, so daß er herunterfiel. Dies gelang dem ♀ recht oft, da sich das ♂ ja nur mit einem Fuß festhalten konnte. Auch hierbei war es meist das dominante ♂, das unter dem Ast hing, also wie beim Spiel auf dem Kasten die Rolle des Unterlegenen übernahm (Abb. 4).

Oft flog das ♂ über seine Partnerin, trat ihr kurz mit den Füßen auf den Rücken. Verlor sie dabei das Gleichgewicht, gelang es ihr mitunter im Sturz noch seinen Schwanz zu fassen und ihn mit herabzuziehen.

Das Spiel konnte noch auf eine andere Weise abgewandelt werden. Das ♂ umfaßte z. B. den Fuß des ♀ und zog es, sich auf den Rücken rollend, über sich.

Mit ihrem gefährlichen Schnabel faßten sie sich nicht nur gegenseitig um den Lauf oder Schenkel, sondern auch um den Hals. Besonders das ♀ tat

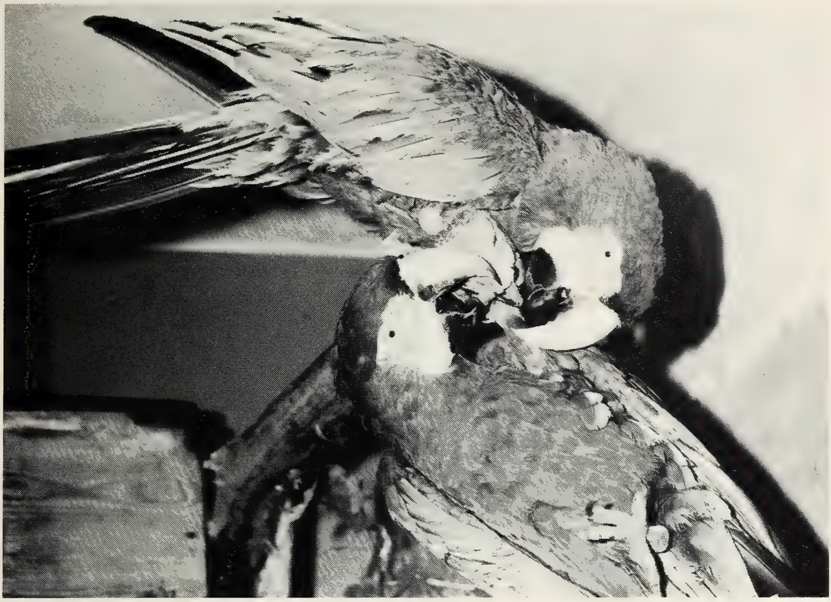


Abb. 4: Kampfspiel, ♀ oben, ♂ unten

dies öfter, auch zogen sie sich an den Schnäbeln hin und her, ergriffen den langen Schwanz des Partners nicht nur mit dem Schnabel, sondern auch mit dem Fuß, oder sie klemmten ihn auf den Ast unter ihre Zehen. Schließlich versuchten sie sich gegenseitig mit dem Kopf herunterzudrücken.

Zwischen den Spielszenen putzten sich sich, fütterten sich oder leckten einander mit weit vorgestreckter Zunge das Gesicht. Gelegentlich traten auch Verhaltensweisen aus dem sexuellen Funktionskreis auf, denen aber der Spielcharakter zu fehlen schien. Vor und nach Kopulationen führten sie manchmal besonders zärtliche Spielbalgereien aus, die durch Aneinanderschmiegen und gegenseitiges Füttern unterbrochen waren.

Am häufigsten aber wurden zwischen den Spielen Elemente des beim Grünflügelara überaus vielfältigen Imponierverhaltens gezeigt. Dies sind stark ritualisierte Bewegungen mit Drohcharakter, die sie oft gegeneinander und gegen die ihnen vertrauten Pfleger richten. Hiermit schüchtert der Ara vermutlich nicht nur seinen Partner ein, sondern scheint damit auch seine eigene Aggressionstendenz abzubauen.

Der Ernstkampf unterscheidet sich grundsätzlich vom Spiel: Das überlegene ♂ fixiert das ♀ mit starrem Blick, sitzt sehr aufrecht, hält sich schlank und sträubt nur den Scheitel. Aus dieser Haltung stürzt es sich, ganz anders als im Spiel, mit Vehemenz auf das ♀, das meist auf den Boden flieht, sich auf den Rücken wirft und mit Füßen und Schnabel das ♂ abwehrt. Ein solcher Kampf dauert nur wenige Sekunden und vollzieht sich unter lautstarkem Stimmaufwand und Angstgeschrei. Vom stets täppisch wirkenden Spielbalgen lassen sich auch kleine Zankereien meist gut unterscheiden. Das Schlagen mit Schnabel und Fuß ist hierbei meist kurz und kräftig, die Rufe sind schriller, und vor allem fehlen die Wiederholungen. Kampfspiele traten gemindert auf, nachdem das Paar im Januar 1981 einen Brutversuch gemacht hatte.

Die Bearbeitung mit dem Schnabel (z. B. hartschalige Nüsse) sowie Kampf (vielleicht um Bruthöhlen) nehmen gewiß im Leben der Aras einen wichtigen Platz ein, so daß sie Teile dieses Verhaltens in vielfacher Abwandlung im Spiel zeigen. Ähnliches wurde von Keller bei Keas und von Hick bei einem Hyazinthara beobachtet.

Ganz andere Schwerpunkte des Verhaltens stellten wir dagegen bei ebenfalls sehr spielfreudigen jungen Elstern fest. Entsprechend ihrem Ernstverhalten jagten sie sich gegenseitig, oft die Rollen tauschend, wie es beim Spiel typisch ist, und vor allem versteckten sie bestimmte Gegenstände, die der Partner wieder hervorsuchte. Spielbalgereien fehlten dagegen ganz, und nur selten führten sie kurze „Hahnenkämpfe" aus.

Komfortbewegungen

Von den Komfortbewegungen sollen nur solche beschrieben werden, die uns im Vergleich zu anderen Papageien erwähnenswert erscheinen.

Werkzeuggebrauch beim Schnabelreinigen

Wie an Amazonen beobachteten wir bei unseren Aras das Bedürfnis, sich nach Aufnahme bestimmter Nahrung, z. B. Obst oder Brei, das Innere des Schnabels, besonders die Wandungen des geräumigen Unterschnabels, zu reinigen. Zu diesem Zweck bissen sie sich von einem dünnen Zweig ein etwa 2–3 cm langes Stück ab, klemmten es an den hinteren Teil der Feilkerben des Oberschnabels, hielten es mit der Zunge senkrecht, so daß sie sich mit dem anderen Ende durch Heben und Senken des Unterschnabels dessen Höhlung reinigen konnten (Abb. 5).

Die Kubaamazone bedient sich zu demselben Zweck der Kralle der 4. Zehe, mit der sie unter seitlichen Bewegungen des gebeugten Kopfes in den Unterschnabel greift. Bei den Aras konnten wir dieses Verhalten nicht feststellen. Indessen gebrauchten sie an Stelle eines Zweiges regelmäßig die 55 mm lange m-8-Schraube, mit der sie sonst spielten, in derselben Absicht: Sie hielten eine solche Schraube senkrecht im Fuß und schabten mit dem Unterschnabel auf dem Gewinde. Auch an der herausragenden, waagerechten Schraube an der Halterung der Futternäpfe führten sie diese Bewegung mit dem Unterschnabel aus.

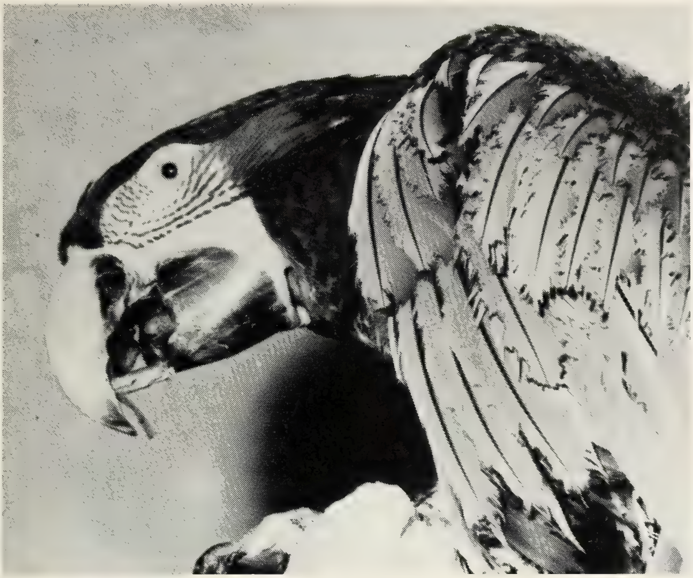


Abb. 5: Aufstellen des Hölzchens zur Reinigung des Unterschnabels

Schließlich benutzte das ♂ auch Blumendraht zum Reinigen des Schnabels. Beide nahmen auch ebenso wie die Kubaamazone und Hyazintharas oft etwas Rinde oder Blätter, die sie mit dem Unterschnabel knabbernd gegen die Feilkerben drückten.

Badebewegungen

Ein Zementbecken in der Voliere benutzten sie nicht zum Baden, um so lieber ließen sie sich vom Regen oder mittels einer Blumenspritze durchnässen. Das Heraufziehen einer dunklen Regenwolke veranlaßte sie, die Voliere aufzusuchen, ohne Zweifel in der Erwartung eines Regenschauers. In dieser Stimmung äußerten sie stets einen dreisilbigen lauten Juchzer. Waren sie jedoch nicht in Badestimmung, dann hörte man sie einen einsilbigen Protestruf ausstoßen, z. B. bei einem Wolkenbruch, wenn sie im Innenraum Zuflucht genommen hatten, oder wenn die Kubaamazone geduscht und die Zimmerpflanzen überbraust wurden.

Beim Baden flattern sie, schütteln den Kopf, plustern das Kleingefieder stark auf und schlenkern den Schwanz. Sie badeten auch gern im nassen Laub und flatterten dabei in Zweigen umher. Während des Badens drückte das ♂ oft mit dem Schnabel Wasser aus Brust- und Bauchgefieder.

Das an einem schwenkbaren Arm angebrachte Trinkwassergefäß wurde ebenfalls als Badegelegenheit benutzt, indem der Ara die Büchse unter Juchzern temperamentvoll hin und her riß, so daß das Wasser herausspritzte. Dabei schlug er mit den Flügeln. Gelegentlich nahm er ein Blatt, tauchte es in den Napf und schleuderte Wasser über sein Gefieder, ohne das Blatt loszulassen. Er warf auch einen triefenden Ast mit Blättern über seinen Rücken.

Nach dem Baden schlugen die Aras mit den Flügeln und schlenkerten den Schwanz. Sie putzten sich jedoch nicht anschließend, wie Singvögel das tun, sondern erst nach ungefähr einer halben Stunde.

Sonnenbaden zeigten sie nie. Sie nahmen keine besondere Haltung ein, wenn sie in der Sonne ruhten, ja sie mieden die pralle Sonne sogar im Frühling und suchten sich schattige Plätze.

Zusammenfassung

2 adulte Grünflügelaras, *Ara chloroptera*, (♂ und ♀) unbekannten Alters zeigten in Gefangenschaft, ähnlich wie Keas, auffälliges Spielverhalten. Sie beschäftigten sich mit großer Ausdauer mit den verschiedensten Gegenständen. Es wurden Muttern von Schrauben nicht nur ab- sondern auch wieder aufgeschraubt. Auch animierten sie sich gegenseitig, die begehrten Objekte wegzunehmen. Bis zu 30 Minuten hintereinander führten sie Kampfspiele aus, entweder auf Ästen stehend, kopfunterhängend oder auf einer waagerechten Plattform. Hierbei übernahm meist das aktivere und dominante ♂ die Rolle des Unterlegenen. Zum Reinigen des Schnabels benutzten sie einen kleinen Zweig, eine Schraube oder einen Blumendraht. Sie badeten gern im Regen unter lauten freudig klingenden Rufen. Bei mangelnder Badestimmung äußerten sie dagegen einen Abwehrruf.

Summary

A pair of Crimson Macaw (*Ara chloroptera*) of unknown age showed a conspicious play behaviour similar to Keas. They continously handled with diverse objects. The nut of a screw was twisted off and sometimes even replaced to the thread. The birds were soliciting to remove each other play objects. Often they showed intense play-fighting up to 30 minutes on the flat roof of the nest-box, standing between branches, or hanging head down. Usually the dominant and more active male played the submissive one. The beak was cleaned with a short twig, a screw or thin wire. During rain-bathing they uttered loud joyful cries, if not motivated for bathing a call of dislike.

Schrifttum

Altevogt, R. (1954): Über das „Schöpfen" einiger Vogelarten. — Behaviour 6: 147–152.

Gwinner, E. (1966): Über einige Bewegungsspiele des Kolkraben (*Corvus corax* L.). — Z. Tierpsychol. 23: 28–36.

Hick, U. (1962): Beobachtungen über das Spielverhalten unseres Hyazinth-Ara (*Anodorhynchus hyacinthinus*). — Freunde des Kölner Zoo 5: 8–9.

Keller, R. (1975): Das Spielverhalten der Keas (*Nestor notabilis* Gould) des Zürcher Zoos. — Z. Tierpsychol. 38: 393–408.

Koehler, O. (1965): Vom Spiel bei Tieren. — Freiburger Dies Universitatis 13: 3–32.

Smith, G. A. (1975): Systematics of Parrots. — Ibis 117: 18–68.

Summa, R. (1958): Zwei Beobachtungen über das „Putten" von Saatkrähen. — Vogelwelt 79: 110, 111.

Tembrock, G. (1958): Spielverhalten beim Rotfuchs. — Zool. Beitr. NF 3: 423–496.

Zimen, E. (1971): Wölfe und Königspudel. — München.

Anschrift der Verfasser: Dr. Gisela und Prof. Dr. Kurt Deckert, Seestraße 121/123, DDR-1631 Kallinchen Krs. Zossen.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Prey of the Spotted Eagle-Owl *Bubo africanus* in the Awash National Park, Ethiopia

by

ANDRÁS DEMETER

Hungarian Natural History Museum, Budapest

Introduction

The Spotted Eagle-Owl *Bubo africanus* is a frequent nocturnal raptor distributed over most of Sub-Saharan Africa. It occurs in a variety of habitats ranging from desert to high forest, but shows preference for rocky country (Macworth-Praed & Grant, 1957). A number of pellet analyses have shown that the composition of its food is highly variable, consisting mainly of mammals but sometimes including substantial amounts of invertebrate prey (Benson, 1962; Carnegie, 1961; Nel, 1969; Niethammer, 1975; Siegfried, 1965). Arthropod prey is important for the Spotted Eagle-Owl at localities where mammals are apparently scarce (Demeter, 1981). This owl has been found to take prey small in size relative to those captured by its close congeners, e.g. *B. capensis* in Africa (Gargett & Gorbler, 1976) and *B. bubo* in the Palaearctic (Jánossy & Schmidt, 1970).

Bubo africanus occurs frequently in the more arid parts of Ethiopia in open grassland (Urban & Brown, 1972). There is no published account of its food in this country, which has a highly distinctive, rich small mammal fauna (Largen et al., 1974; Yalden et al, 1976). It was therefore with considerable interest that I analysed a collection of prey remains of this species from Ethiopia.

Material and Method

The collection site

The Awash National Park, Ethiopia's premier wildlife sanctuary was visited by the author in the course of a 3-month zoological collecting trip in 1980 (Demeter, 1982). The northern part of the park was toured on 9 November to search for lava blister caves that have been reported by Corbet & Yalden (1972) and Hill & Morris (1971) to contain deposits of mammal bones. A Spotted Eagle-Owl was flushed from a cave formed by a lava bubble hardened in a dome shape, which stood about 4 m above the level of the flat, arid area west of Mount Fantalle, known as Sabober plains (08° 54′ N 39° 56′ E). The plains lie at an altitude of 1000 m, a rugged country of volcanic rubble and thin steppe grassland with few thorny bushes of *Acacia.* The area is also badly overgrazed by livestock of local tribesmen. The bubble was neatly perforated at the top to give a small, crater-like formation about 10 m in diameter at the rim. A few intact pellets and a large number of skeletal remains were swept from the bottom of the cave. The litter of bones was confined to a spot few square meters in area, next to the circular wall of the cave. The size and the shape of the pellets, as well as the rocky character of the roosting site were typical for *B. africanus* and it was assumed that all the small mammal remains found there had been the prey of this species. Large numbers of skeletal remains of mammals were found by the Great Abbai expedition to Ethiopia in caves in Awash (Corbet & Yalden loc. cit.; Hill & Morris, loc. cit.), but they were attributed to have originated either from carnivores carrying prey back to their dens, or to the caves perforated at the top acting as pitfall traps. The back-sloping wall of the cave and the height of the rim made the cave in question certainly unnegotiable to carnivores, and the dome was raised so much above the level of the plains as to have most unlikely acted as pitfall trap for small mammals; therefore the abovementioned alternative explanations as to the origin of the remains were dismissed.

Analysis

The collection of skeletal remains was sorted and counts of the more or less intact crania and the higher number out of the separate counts of the left and right maxillae were totalled for all species of mammals except bats. For most of the species counts of the left and right maxillae were in good agreement, therefore it seems reasonable to assume that most of the remains have been recovered from the dusty floor of the cave. Because of lack of comparative material, no attempt was made to identify the avian remains even to the ordinal level.

Results

Table 1 contains the results of the analysis of prey remains. The majority of the prey consisted of mammals; *Tatera robusta, Arvicanthis somalicus, Crocidura fuscomurina* and *Gerbillus pusillus* were captured in large numbers by the owl. Avian prey consisted mainly of passerine-like birds. Nocturnal geckos were taken in much larger number than the diurnal agames.

The non-vertebrate component of the prey was made up of Coleoptera only, most of them being scarabid beetles. The relative importance of the various food items by mass was calculated only for the mammal subtotal of the prey because the non-mammalian prey have been identified only to the higher taxa. However, the relative importance by mass of the other items was also probably small in comparison with the mammalian component.

Within the mammal component and probably within the total composition of the prey, two species of rodents, *Tatera robusta* and *Arvicanthis somalicus* accounted for over three-quarters of the total mass of the prey. Shrews were taken in large quantities, over 20 % of the total prey by number, but most of the species were small, therefore their total contribution to total mass was only about 5 %.

Notes on mammalian prey[1])

Altogether 7 species of *Crocidura* have been identified among the remains. By far the most frequent species was *Crocidura fuscomurina* (Heuglin, 1865). The taxonomic status of this species has been discussed by Hutterer (in press, a); *fuscomurina* has priority over *bicolor,* a previously widely applied name. Yalden et al. (1976) recorded 2 specimens under the name *bicolor* from the Awash National Park. The next most common species, *C. fulvastra* (Sundevall, 1843) has been recorded from Awash as *C.* cf. *sericea* by Corbet & Yalden (1972). The status and identification of *C. fulvastra* has been discussed by Hutterer (in press, b). Yalden et al. (1976) thought that the specimens referred by Corbet & Yalden (1972) as *C.* cf. *somalica* might in fact belong to *C. somalica,* which indeed was found in some numbers in the pellets. Ethiopian records of the species have been reviewed by Hutterer (1981). Four other species of *Crocidura* were found to be represented in the material by one or two skulls, of which three proved to be new records for Ethiopia. *Crocidura flavescens cinereoaenea* (Rüppell, 1842) has been recorded from Awash by Corbet & Yalden (loc. cit.). Of the species newly recorded, the taxonomic status of *Crocidura* cf. *viaria* (I. Geoffroy, 1843) is discussed by Hutterer (in press, b); the two skulls from Awash extend the known distribution of the species from the Sudan and Kenya to Ethiopia. *C.* cf. *lusitania* Dollman, 1915 probably occurs in the whole Sudan zone, but there is no recent review of the species available (see Heim de Balsac & Meester, 1977). Also first recorded from Ethiopia is *Crocidura pasha* Dollman, 1915 which occurs in the Sudan and elsewhere in the Northern Savanna.

A total of 10 specimens belonging to 6 species of bats were found among the remains, which is not surprising since the lava blister caves in Awash are known to provide roosts for large colonies of bats. *Myotis tricolor* is first recorded for the national park, in addition to the list of 16 species of bats known so far from the region (Largen et al., 1974).

Corbet & Yalden (loc. cit.) considered specimens of *Gerbillus* from Awash to belong to *G. hardwoodi,* a species Roche (1975) considered as distinguishable from *G. pusillus.* The skulls from the cave had a mean upper tooth-row length of 3.5 mm (range 3.2–3.65 mm), smaller than the same measurements of *G. hardwoodi* from Kenya given by Hollister (1919).

Only 9 more or less intact skulls of *Praomys* were found among the remains, most of the material consisted of separate left and right maxillae. The taxonomic status of the East African forms of the genus is very unsatisfactory, which made identification of the fragmented material highly doubtful. A series of 23 specimens including some with well-worn teeth have a mean upper tooth-row length of 4.7 mm (range 4.4–5.0 mm), just about the figures Yalden et al. (1976) gave for *P. fumatus.* Few skulls have intact mesopterygoid fossae, but in at least some of these specimens the fossa is relatively wide and the palate is relatively broad, as in *P. fumatus.* At least 2 skulls, however, have broader molars and a narrow mesopterygoid fossa, characters by which the *Praomys (Mastomys)* species complex is said to be

---

[1]) Notes on *Crocidura* by R. Hutterer

Table 1: *Bubo africanus* prey analysis from remains found in the Awash National Park.

Prey species	total no.	% no.	estimated mass (g)	total mass (g)	% mass
Mammals					
Crocidura flavescens	2	0.13	30[a]	60	0.09
C. cf. *viaria*	2	0.13	25	50	0.08
C. fulvastra	94	5.92	11	1 034	1.63
C. somalica	17	1.07	8	136	0.21
C. fuscomurina	227	14.29	3	681	1.07
C. cf. *lusitania*	1	0.06	2	2	0.01
C. pasha	1	0.06	2	2	0.01
Rhinopoma hardwickei	1	0.06	11[d]	11	0.02
Taphozous perforatus	2	0.13	23[a]	46	0.07
Nycteris thebaica	2	0.13	15	30	0.05
Rhinolophus fumigatus	2	0.13	17[a]	34	0.04
Asellia tridens	4	0.25	23	92	0.14
Myotis tricolor	1	0.06	10[d]	10	0.02
Tatera robusta	429	27.03	92[a]	39 468	62.25
Gerbillus pusillus	157	9.80	26[e]	4 082	6.37
Mus tenellus	35	2.20	11[f]	385	0.61
Praomys spp.	41	2.58	36[a]	1 476	2.35
Acomys cahirinus	57	3.59	41[a]	2 337	3.69
Arvicanthis dembeensis	16	1.01	86[a]	1 376	2.17
A. somalicus	288	18.14	37[a]	10 656	16.83
Steatomys sp.	28	1.76	33[b]	924	1.46
Heterocephalus glaber	1	0.06	35[c]	35	0.06
Lepus habessinicus (juv.)	1	0.06	500	500	0.79
Mammal total	1 409	88.75	—	63 425	100.00

[a]) Demeter & Topál (in press), [b]) Swanepoel & Schlitter (1978), [c]) Jarvis (1978), [d]) Kingdon (1974), [e]) data for *G. pusillus* were not available, figure refers to *G. gerbillus,* [f]) figure refers to *M. mahomet* (Demeter & Topál, in press).

Table 1 (continued)

Prey species	total no.	% no.			
Birds	45	2.83			
Reptiles					
Agamidae spp.	4	0.24			
Gekkonidae sp. 1	26	1.64			
Gekkonidae sp. 2	15	0.94			
Gekkonidae sp. 3	2	0.13			
Amphibians	4	0.25			
Vertebrate total	1 501	94.52			
Insects — Coleoptera					
Thermophila sp.	1	0.06			
Hydrous sp.	1	0.06			
Buprestidae sp.	1	0.06			
Trachyderma sp.	1	0.06			
Scarabaeidae (Bolbocerinae) sp.	1	0.06			
Bolboceras sp.	16	1.01			
Aphodius sp.	1	0.06			
Scarabaeus sp. 1	23	1.45			
Scarabaeus sp. 2	9	0.57			
Scarabaeus (Kheper) sp.	1	0.06			
Heliocopris sp. 1	6	0.88			
Heliocopris sp. 2	1	0.06			
Copris sp.	15	0.94			
Onthophagus sp.	1	0.06			
Onitis sp.	1	0.06			
Oryctes boas	2	0.13			
Cerambycidae (Prioninae) sp.	1	0.06			
Cerambycidae (Lamiinae) sp.	1	0.06			
Total	1 588	100.00			

recognizable. *Praomys natalensis* has been recorded from Awash by Corbet & Yalden (1972). A series of Ethiopian forms referable to *Praomys (Mastomys)* have a range of upper tooth-row lengths 4.8 to 5.35 mm, with the width of the mesopterygoid fossa being extremely variable (Demeter & Topál, in press). In a series of *P. fumatus* from Langano, the tooth-row lengths ranged from 4.35 to 5.0 mm, with the mesopterygoid fossa being constantly wide, therefore some of the Awash skulls could be referred to *Praomys fumatus,* but final decision should be deterred until such time as the status of the various East African forms has been clarified. *P. fumatus* is likely to occur in Awash for several reasons. Firstly, the park lies well within the boundaries of the known distribution of the species in Ethiopia. Secondly, *P. fumatus* is known to be associated with gerbils (Yalden et al., loc. cit.), which were found in large numbers among the prey. Thirdly, this species is restricted to rocky habitats; the rugged, northern part of Awash and the slopes of Mount Fantalle abound in such habitats.

Corbet & Yalden (1972) tentatively referred specimens of *Acomys* from Awash to *A. dimidiatus.* Though fairly large, the Awash skulls have oval-shaped zygomatic arches when viewed dorsally so they have been assigned to *A. cahirinus* which is, by the way, the only larger member of the genus recognized in Ethiopia by Yalden et al. (1976).

Cranial remains of *Arvicanthis* from the Awash caves have been analysed using multivariate techniques by Demeter (in press); the sympatric occurrence of the two species, first documented by Corbet & Yalden (loc. cit.) was confirmed, though *A. dembeensis* is apparently smaller in size in Awash than elsewhere in the Ethiopian Rift Valley.

The genus *Steatomys* had previously been known in Ethiopia only from a single record obtained at the southern border of the country (Yalden et al., loc. cit.). Four incomplete crania plus 24 left and 24 right separate maxillae have been recovered from the skeletal remains which were not allocated specifically since the status of the East African forms of the genus is in an extremely confusing state (Swanepoel, pers. comm.). Yalden et al. (1976) considered the single record, which happened to be the type of *Steatomys parvus* Rhoads, 1896, to be synonymous with *S. pratensis* Peters, 1846, but this action was later criticised by Swanepoel et al. (1980) who followed Coetzee (1977) in recognizing *parvus* to be specifically distinct from *pratensis.* The taxonomic status of the West African members of the genus has been clarified (Swanepoel & Schlitter, 1978). Three species of *Steatomys* have been described from the Sudan (Setzer, 1956), two of which are known from the types only. One of the types, *S. aquillo* Thomas & Hinton, 1923 has the skull badly broken and is therefore incomparable with the present specimens. The following useful measurements were taken from the Awash skulls: alveolar length of upper molar row 4.2 mm (range 4.0–4.4 mm), least interorbital constriction 4.0 mm (3.8–4.2 mm), anterior palatal foramen 5.4 mm (4.8–5.8 mm). These measurements are appreciably larger than those for *Steatomys parvus,* so the specimens from Awash certainly represent a species different from the one already known for the country. The skulls are somewhat comparable in size with *Steatomys gazellae* Thomas & Hinton, 1923, though the latter has the length of the upper molar row and the width of the interorbital constriction above the maxima found in the Awash skulls. Awash lies about 600 km from the type locality of *S. parvus* and the nearest known localities of the genus in the Sudan are at a distance of about 800 km. This gap in the known localities may or may not represent genuine geographical isolation of the Awash form, since these small rodents are notoriously difficult to collect. Specific assignment of the specimens from the prey remains must await the conclusions of a satisfactory review of the genus in East Africa.

Discussion

There is only one previous complete analysis of the food of any species of owl in Ethiopia. Yalden (1973) analysed pellets of *Asio abyssinicus* from the Bale mountains. The genus *Megadendromus* was described from a series of specimens some of which were found in pellets of an unidentified species of owl (Dieterlen & Rupp, 1978).

The composition of the food of *Bubo africanus* in the Awash National Park consisted mainly of mammals. The arid region supports rodent populations sufficiently large for the owl to prey mainly on mammals, especially on *Tatera* and *Arvicanthis,* and take other prey only in insignificant numbers. In Nigeria, *B. africanus* was found to prey mainly on *Tatera* and *Taterillus* in a woodland savanna, but in a locality severely degraded by annual burning, the owl took mainly scorpions, beetles and reptiles, and the only rodent found in the pellets was *Taterillus* (Demeter, 1981). In the Namib Desert, with a rich small mammal fauna, the Spotted Eagle-Owl preyed mainly on rodents (Nel, 1969).

Four species of mammals are first recorded here for the whole of Ethiopia, and additional two for the Awash National Park. Further studies based on pellet material should be pursued and it is anticipated that many new locality data could be obtained by doing so and then, with larger material available for study, it would be possible to reach taxonomic conclusions about the status of many of the rarer species.

Acknowledgements

I am grateful to Ato Dagnew Daniel, assistant game warden, for his assistance with the collection of the prey remains. The Wildlife Conservation Organization of the Provisional Military Goverment of Ethiopia provided the necessary working and export permits for the study. I thank Dr. G. Topál for identifying the bat remains and Mr. L. Ádám for identifying the Coleoptera. Dr. R. Hutterer identified the shrews and provided the notes on *Crocidura.*

Summary

The prey composition of *Bubo africanus* is reported as determined by analyses of prey remains from a roosting site in the Awash National Park of Ethiopia. Mammals accounted for 88 % of the total number of prey items, in particular *Tatera robusta, Arvicanthis somalicus, Gerbillus pusillus* and *Crocidura fuscomurina* were the most frequent prey. By mass *Tatera robusta* and *Arvicanthis somalicus* made up over 60 % of the total mass of mammalian prey. *Crocidura* cf. *lusitania, C.* cf. *viaria, C. pasha* and *Steatomys* sp. are first recorded for the whole of Ethiopia. In addition to these, *Myotis tricolor* and *Praomys* cf. *fumatus* are first recorded for the Awash National Park.

Zusammenfassung

Es wird über das Beutespektrum der Eule *Bubo africanus* im Awash Nationalpark in Äthiopien berichtet. Dazu wurden Beutereste aus einem Nestplatz analysiert. Säuger bildeten 88 % der Gesamtzahl von Beuteresten, am häufigsten waren *Tatera robusta, Arvicanthis somalicus, Gerbillus pusillus* und *Crocidura fuscomurina.* Die zwei Ratten *Tatera robusta* und *Arvicanthis somalicus* machten 60 % des Gesamtgewichtes an Säugern aus. *Crocidura* cf. *lusitania, C.* cf. *viaria, C. pasha* und *Steatomys* sp. werden erstmals für Äthiopien nachgewiesen, *Myotis tricolor* und *Praomys* cf. *fumatus* erstmals für den Awash Nationalpark.

References

Benson, C. W. (1962): The food of the Spotted Eagle-Owl *Bubo africanus.* — Ostrich 33: 35.

Carnegie, A. J. M. (1961): The stomach contents of a Spotted Eagle-Owl *(Bubo africanus).* — Ostrich 32: 97.

Coetzee, C. G. (1977): Part 6.8. Genus *Steatomys.* Pp. 1–4. — In: Meester, J., & H. W. Setzer, eds.: The mammals of Africa: an identification manual. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Corbet, G. B., & D. W. Yalden (1972): Recent records of mammals (other than bats) from Ethiopia. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 22: 213–252.

Demeter, A. (1981): Small mammals and the food of owls (*Tyto* and *Bubo*) in northern Nigeria. — Vertebr. Hung. 20: 127–136.

— (1982): A general report on a collecting trip to Ethiopia. — Misc. zool. hung. 1: 139–150.

— (in press): Taxonomical notes on *Arvicanthis* (Mammalia: Muridae) from the Ethiopian Rift Valley. — Paper presented at the Third International Colloquium on Ecology and Taxonomy of African Small Mammals in Antwerpen, Belgium, 1981. Abstract: Afr. Small Mammal Newsl. sp. nr. 4: 18, 1981.

— & G. Topál (in press): Ethiopian mammals in the Hungarian Natural History Museum. — Annls. hist. nat. Mus. Nat. Hung.

Dieterlen, F., & H. Rupp (1978): *Megadendromus nikolausi,* gen. nov., spec. nov. (Dendromurinae: Rodentia), ein neuer Nager aus Äthiopien. — Z. Säugetierk. 43: 129–143.

Gargett, Valerie, & J. H. Gorbler (1976): Prey of the Cape Eagle-Owl *Bubo capensis mackinderi* Sharpe, 1899, in the Mapotos, Rhodesia. — Arnoldia 8 (7): 1–7.

Heim De Balsac, H., & J. Meester (1977): Part. 1, Order Insectivora. Pp. 1–29. — In: Meester, J., & H. W. Setzer, eds.: The mammals of Africa: an identification manual. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Hill, J. E., & P. Morris (1971): Bats from Ethiopia collected by the Great Abbai Expedition in 1968. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 21: 27–49, Pls 1–3.

Hollister, N. (1919): East African mammals in the United States National Museum. Part II. Rodentia, Lagomorpha, and Tubulidentata. — Bull. U. S. natn. Mus. 99: 1–184.

Hutterer, R. (1981): Zur Systematik und Verbreitung der Soricidae Äthiopiens (Mammalia: Insectivora). — Bonn. zool. Beitr. 31: 217–247.

— (in press, a): Taxonomy and distribution of *Crocidura fuscomurina* (Heuglin, 1865). — Mammalia.

— (in press, b): Status of some African *Crocidura* described by Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, Carl J. Sundevall and Theodor von Heuglin. — Paper presented at the Third International Colloquium on Ecology and Taxonomy of African Small Mammals in Antwerpen, Belgium, 1981. Abstract: Afr. Small Mammal Newsl. sp. nr. 4: 3, 1981.

Jánossy, D., & E. Schmidt (1970): Die Nahrung des Uhus (*Bubo bubo*). Regionale und erdzeitliche Änderungen. — Bonn. zool. Beitr. 21: 25–51.

Jarvis, J. U. M. (1978): Energetics of survival in *Heterocephalus glaber* (Rüppell), the naked mole-rat (Rodentia, Bathyergidae). — Bull. Carnegie Mus. nat. Hist. 6: 81–87.

Kingdon, J. (1974): East African mammals, an atlas of evolution in Africa. Vol II part A (Insectivores and bats). — Academic Press, New York & London, pp. i–xi + 1–341 + Ai–Al.

Largen, M. J., D. Kock & D. W. Yalden (1974): Catalogue of the mammals of Ethiopia 1. Chiroptera. — Monitore zool. ital. (N. S.) Suppl. 5: 221–298.

Macworth-Praed, C. W., & C. H. B. Grant (1957): African handbook of birds. Series I. Vol. I. Longmans, London, pp. i–xxv + 1–846.

Nel, J. A. J. (1969): The prey of owls in the Namib Desert, 1. The Spotted Eagle-Owl, *Bubo africanus.* — Sci. Papers Namib Desert Res. Stn. 4 (37–53): 55–58.

Niethammer, J. (1975): Neue Gewölle aus Südwestafrika. — J. S. W. A. wiss. Ges., Windhoek, 29: 133–170.

Roche, J. (1975): A propos des petites Gerbilles à soles plantaires nues (sous-genre *Hendecapleura*) de l'est africain. — Monitore zool. ital. (N. S.) Suppl. 6: 263–268.

Setzer, H. W. (1966): Mammals of the Anglo-Egyptian Sudan. — Proc. U. S. natn. Mus. 106: 447–587.

Siegfried, W. R. (1965): On the food habits of the Spotted Eagle-Owl. — Ostrich 36: 46.

Swanepoel, P., & D. A. Schlitter (1978): Taxonomic review of the fat mice (genus *Steatomys*) of West Africa (Mammalia: Rodentia). — Bull. Carnegie Mus. nat. Hist. 6: 53–76.

—, R. H. N. Smithers & I. L. Rautenbach (1980): A checklist and numbering system of the extant mammals of the Southern African subregion. — Ann. Transvaal Mus. 32 (7): 155–196.

Urban, E. K., & L. H. Brown (1971): A checklist of the birds of Ethiopia. — Haile Sellassie I University Press, Addis Ababa, Pp. 1–143.

Yalden, D. W. (1973): Prey of the Abyssinian Long-eared Owl *Asio abyssinicus.* — Ibis 115: 605–606.

—, M. J. Largen & D. Kock (1976): Catalogue of the mammals of Ethiopia 2. Insectivora and Rodentia. — Monitore zool. ital. (N. S.) Suppl. 7: 1–118.

Author's address: Dr. András Demeter, Department of Zoology, Hungarian Natural History Museum, Budapest, Baross u. 13, H-1088 Hungary.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

On the robins *Cossypha dichroa* and *C. natalensis* (Aves: Turdidae) in southern Africa

by

P. A. CLANCEY

Museum and Art Gallery, Durban, South Africa

The taxa comprising the species pair to be considered were both described from the Republic of South Africa, the larger of the two, *C. dichroa* (Gmelin), 1789, being a South African Sub-Region endemic with a range from the south-west of the Cape to the northern Transvaal. The second species, *C. natalensis,* which was introduced to science in 1840 by Dr. Andrew Smith, has a wide if disjunct Afrotropical range, reaching its southern extremity in the eastern Cape, the Transkei and Natal. Apart from the marked size difference, *C. natalensis* differs from its congener in having the pileum reddish brown, and the hind and side surface of the neck reddish brown or olivaceous rufous, this extended down the centre of the otherwise bluish grey back in the form of a narrow streak to link up with the concolorous rump, and the face orange as opposed to black in *dichroa.*

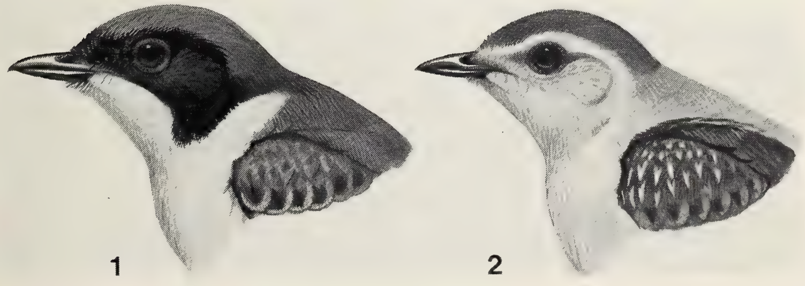


Fig. 1. Heads of two southern African *Cossypha* species to show starkly different patterns. — 1. *Cossypha dichroa* (Gmelin), 2. *Cossypha natalensis* Smith.

Throughout much of its limited range, the distribution of the forest-dwelling *C. dichroa* is vicinal with that of the southern populations of *C. natalensis,* the two species being separated while breeding along altitudinal and ecological lines. Only in the case of the terminal population of *C. natalensis,* occurring in the eastern Cape and southern Transkei, are the species marginally sympatric. In the said region the Natal Robin is present at sealevel in dune bush and riverine scrub, whereas its congener, *dichroa,* breeds in evergreen forest from sealevel to in excess of 1550 m. a. s. l. in fragmented interior mist forest. In the eastern Cape and Transkei the effect of direct competition between the species is probably of only seasonal importance, because while *C. dichroa* is a resident of closed forest and the denser stands of coastal evergreen bush, with only limited post-breeding movement on the part of first-year birds, the bulk of the population of *C. natalensis* is only present during the breeding season (late September–February). Shortly thereafter most birds move up the coast to spend the off-season on the littoral flats of Natal and Zululand and southern Mozambique.

Hall & Moreau (1970) were the first workers to allude to the possible close relationships of these two robins, mapping the ranges of both on a single plate, but contributing little in substantiation of their action beyond stating that *C. dichroa* is "clearly closely related to *natalensis.*" That the two species are in fact more closely related than suspected from their southern distribution patterns, was suggested by results of work on subspeciation in the South African Sub-Region breeding populations of the Natal Robin *C. natalensis* recently carried out in the Durban Museum.

During a bird collecting expedition to Mozambique in September, 1955, four specimens of *C. natalensis* were taken in a densely populated area of coastal bushveld to the north of Lourenco Marques (now Maputo) at Manhiça. On comparing these specimens at the Durban Museum it was found that the sample was subspecifically distinguishable from breeders from the Durban district of Natal, these latter topotypical of the nominate race of *C. natalensis,* initially discovered at Durban in the year 1832 when Dr. Andrew Smith passed through the district on his political journey to the court of the Zulu king, Dingaan.

The skins comprising the Manhiça sample were found to be darker over the pileum, less reddish over the hind neck and on the mid-dorsal streak, and the entire venter in both male and female specimens was markedly less richly orange coloured than in the case of the nominate subspecies from Natal. At the time, the taxon, *C. n. egregior* Clancey, was described (Clancey, 1956), it was believed that the sample from Manhiça represented an indigenous subspecies of the littoral plain of southern Mozambique. However, efforts made during several subsequent expeditions to the coastal plain of southern Mozambique failed to provide further examples of *C. n. egregior,* the breeding range of which is currently highly equivocal. On the recent receipt of the T. B. Oatley collection of African robins by the Durban Museum, the opportunity was taken to re-examine the geographical variation exhibited by *Cossypha natalensis* in southern Africa, and, particularly, to try and determine the breeding grounds of *C. n. egregior.*

While engaged on the research it was noted that several specimens, mainly young birds, in the Durban Museum collection taken along the Natal coast over the years were not taxonomically separable from the original series of four specimens of *egregior.* The finding of *egregior*-like specimens along the Natal and southern Zululand coast, and at the type-locality, suggested two possible explanations as to the provenience of *egregior:* (a) that the subspecies was a strong migrant from a distant breeding ground which remained to be discovered, or, (b) was an invalid taxon based on insolated and worn material of a population or populations of *C. n. natalensis* breeding in a relatively dry habitat and not evergreen or riparian forest. However, the chain of records of *egregior*-like specimens along the Natal and southern Zululand littoral, several taken at the time the local population of the nominate race of *C. natalensis* is breeding, was such as to suggest that *C. n. egregior* might be the form endemic to the southern aspects of the Transkei and the littoral of the eastern Cape Province. Specimens in the Durban Museum collection showed that *C. n. natalensis* bred south as far as the Umtamvuna R. on the border between Natal and the Transkei and still slightly further south to the next major stream, the Muanza R. Specimens of the two robin species here under consideration from still further south in the Transkei and in the Durban collection were taken in evergreen forest at sea or near sea-level and are all *C. dichroa.* From this it was assumed that *C. natalensis* extended no further south than the country between the Umtamvuna and Muanza Rivers, its place slightly further south as well as in the high interior being taken by the more stenotopic *C. dichroa.* It was appreciated at the time that there were records of Natal Robins from the Cape coast as far south as East London at 33° 00′ S., 27° 54′ E., but it was believed that these probably were of non-breeders from regions to the north-east. In dealing with the status of *C. natalensis* in the Eastern Cape, which at the time of writing included the now independent territory of Transkei, Skead (1967) records it only from the "dune forest down to Kayser's Beach, East London district." He goes on to state that a record from Grahamstown is open to doubt, but unfortunately, the possible limits of the species to the north of East London were not indicated by Skead.

Examination of the short series of eastern Cape and Transkei *C. natalensis* in the collection of the East London Museum, while rather limited, revealed much of moment concerning the probable breeding grounds of *C. n. egregior* and the relationship of the species *natalensis* and *dichroa.* Specimens of relevance to the present study in the East London Museum collection are enumerated in Table 1 below.

Table 1

1.	♂ 1st y.	Leache's Bay, East London dist.	13 March, 1968.
2.	♀ 1st y.	Gonubie, East London dist.	17 October, 1968.
3.	♂ 1st y.	Bulugha mouth, East London dist.	30 April, 1969.
4.	♂ ad.	Christmas Rock, East London dist.	11 March, 1971.
5.	♂ 1st y.	Xora R. mouth, Transkei.	16 June, 1967.
6.	♂ 1st y.	Xora R. mouth, Transkei.	16 June, 1967.
7.	♂ 1st y.	Xora R. mouth, Transkei.	16 June, 1967.
8.	♂ 1st y.	Lwandile, Ngqeleni, Transkei.	9 June, 1969.

Notes: (a) Specimen No. 3, from Bulugha, has a darker head than usual in *C. n. egregior,* the dorsal stripe is vestigial, and the scapulars and mantle uniform leaden grey suggesting, prima facie, the influence of *dichroa;* (b) specimen 4 has the wing 101 (worn) and tail 86, versus wings 88–93 mm in other eastern Cape *natalensis.* The pileum is dark greyish, there is a limited amount of buffish orange across the hind neck, but there is no dorsal stripe, the mantle and scapulars being unbroken slate-grey. The long wing-length and plumage anomalies listed indicate that the specimen is a *C. natalensis* × *C. dichroa* hybrid; (c) specimen 8 from Ngqeleni, Transkei, is a specimen of *C. n. hylophona* and clearly a wintering bird.

Table 1 reveals a rather unusual state of affairs in that in the sample of eight specimens collected by East London Museum personnel over the years in the Cape and Transkei only one is an adult and that the *C. natalensis* × *C. dichroa* cross taken on 11 March, 1971, all the others being first year birds. The fact that no less than three first year males were all taken on the same day in June, 1967, suggests a movement of these robins was taking place at that time. Mr C. D. Quickelberge, the former Ornithologist of the aforesaid museum and now on the staff of the Durban Museum, informs me that there is a substantial population of *C. natalensis* in the matted dune bush along the Cape coast in the vicinity of East London during the breeding season, and that in a morning's field work in the bush he could count on seeing three or four. The coast forest at Bulugha at 32° 53' S., 28° 07' E., was one of the best localities for the species, its congener, *C. dichroa,* being absent.

While the limited data are at first sight confusing, the following rationale to the situation is suggested by them: that a reasonably large population of Natal Robins actually breeds in the eastern Cape and the southern Transkei, the majority arriving to breed in association with the main rains in October from further up the south-east African coast, the adults apparently leaving the Cape and Transkei by March, birds present through the southern winter months (c. April–September) being in first year dress or migrants from elsewhere.

Natal robins believed to be of Cape and Transkei origin occur along the adjacent coast of Natal, southern Zululand and southern Mozambique almost throughout the year. Of ten in the Durban Museum selected at random, one is dated January, one February, one March, four April, one August, one October and one November. Compared with specimens of the populations which actually breed in this latter coastal area of south-eastern Africa (*C. n. natalensis*), such birds are in the case of adult males darker over the pileum, more olivaceous, less red, over the hind neck and dorsal streak and are yellower, less fiery orange below, the forethroat and abdomen much paler. The females show a similar range of differences, but these perhaps better marked than in the males. Comparisons carried out show that the eastern Cape and Transkei breeding population of *C. natalensis* is *C. n. egregior,* which spends the non-breeding season along the Natal and Zululand coast to the lowlands of southern Mozambique. The taxon was clearly based on such migrants, and statements in the current literature to the effect that *egregior* is a race of the coastal lowlands of Mozambique are incorrect (see Clancey, 1966; Clancey Ed., 1980). Immature birds seem not to return to the breeding grounds, occurring alongside *C. n. natalensis* while this form is nesting.

Comparing all the material of *C. n. natalensis* and *C. n. egregior* available in southern African museums enables me to revise the characters and ranges of the three South African Sub-Region subspecies as follows:

(a) *Cossypha natalensis natalensis* Smith, 1840: Durban, Natal.
Crown about Argus Brown (Ridgway, 1912); hind neck and dorsal streak Sudan Brown; scapulars and lateral mantle Slate Color. Ventrally, deep Mars Yellow, reddening over the breast.
Range: Breeds from about the Transkei/Natal border below c. 300 m. alt. to the lowlands of Zululand, eastern Swaziland (Lebombo Mts), eastern and north-eastern Transvaal, Mozambique south of the Limpopo, and, apparently, in the Chirinda Forest, in eastern Zimbabwe. There is a marked northward movement on the part of a major portion of the southern population in late March and April, and a return one in September and early October.

(b) *Cossypha natalensis egregior* Clancey, 1956: Manhiça, southern Mozambique.
Compared with the last subspecies pileum near Raw Umber, and hind neck and dorsal streak duller Sudan Brown. Lateral dorsal slate colour paler. Below, lighter and yellower, less bright orange (pale Raw Sienna), and throat and belly much paler.
Range: Breeds along the coast of the eastern Cape from the southern aspects of the East London district to the coast of the Transkei. The majority spends the off-season on the Natal and Zululand coast, north to southern Mozambique.

The third southern African subspecies, which has not hitherto been considered here, is

(c) *Cossypha natalensis hylophona* Clancey, 1952: Chinteche, Malaŵi.

Both sexes lighter and more reddish over the pileum (about light Amber Brown) than in nominate *natalensis* ; hind and sides of neck and upper mantle more orange and forming a pronounced V over the last named surface. Slate of lateral mantle and scapulars reduced in extent and paler in tone. Tail shorter, particularly in adult males.

Range: Breeds in the frontier highlands between Zimbabwe and Mozambique, extending to Mt Gorongosa in Manicaland, and north to Malaŵi (north to about 11° S. and below 1525 m. a.s.l.), extending westwards in the mid-Zambesi drainage to the western aspects of Lake Kariba and the lower Kafue R. in Zambia. Spends the off-season at low elevations and along the eastern littoral.

The four or so other subspecies of *C. natalensis* are equatorial in distribution, and need not be discussed here.

Table 2. Wing- and tail-lengths of South African Sub-Region *Cossypha dichroa* (Gmelin) and *Cossypha natalensis* Smith, in mm.

	Wings				Tails			
	n	Range	$\bar{x}$	SD	n	Range	$\bar{x}$	SD
Cossypha dichroa								
C. d. dichroa								
♂	15	101–107	102.8	1.87	16	82.5–89.5	86.2	2.61
♀	12	95–101	98.12	2.07	12	80–84	82.0	1.23
C. d. mimica								
♂	13	95–100	98.2	1.38	13	75–80	77.5	1.73
♀	2	91, 95	93.0	2.83	2	74, 74.5	74.2	0.35
Cossypha natalensis								
C. n. natalensis								
♂	12	92–96.5	93.7	1.27	12	75.5–83	77.5	1.99
♀	12	85–89	86.7	1.50	12	66–72	69.7	1.83
C. n. egregior								
♂	10	88–92	90.4	1.79	10	72.5–76.5	74.4	1.64
♀	10	83–88.5	86.0	2.20	10	67.5–70	68.9	1.07
C. n. hylophona								
♂	12	91–94	92.4	1.06	12	70–75.5	73.0	1.59
♀	12	83–90	86.2	2.37	12	64–71	67.2	1.96

Wings flattened and straightened against a buffered ruler. Tails measured from the bifurcation of the innermost rectrices to their tips, i.e., to the tips of the black central tail-feathers.

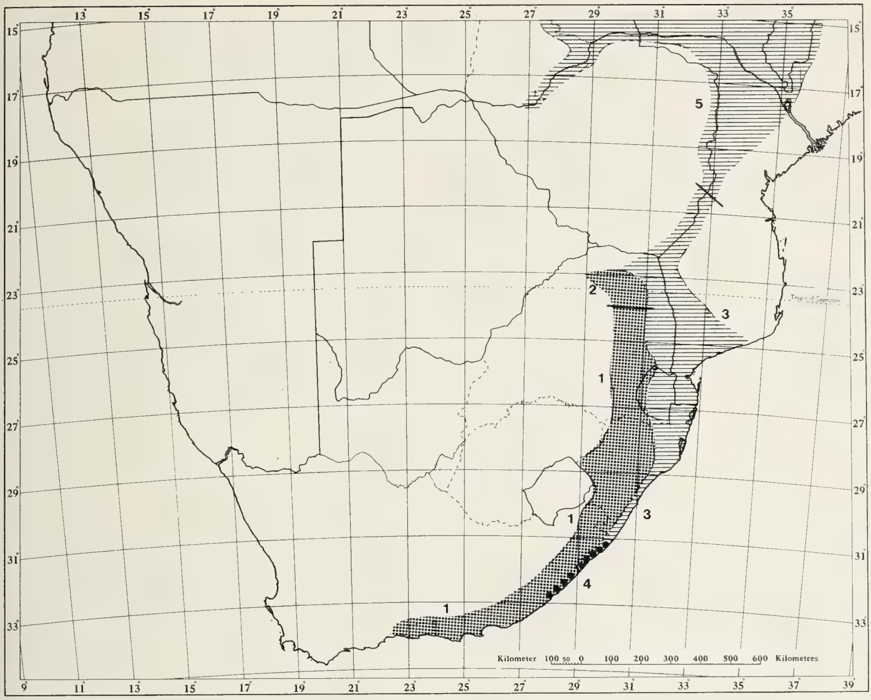

1
2
3
4
5
Tropic of Capricorn
Kilometer 100 50 0 100 200 300 400 500 600 Kilometres
13° 15° 17° 19° 21° 23° 25° 27° 29° 31° 33° 35°
9° 11° 13° 15° 17° 19° 21° 23° 25° 27° 29° 31° 33° 35° 37° 39°
15° 17° 19° 21° 23° 25° 27° 29° 31° 33°

Fig. 2. Sketch-map showing the disposition of the robins *Cossypha dichroa* (Gmelin) and *Cossypha natalensis* Smith in southern Africa. — 1. *C. dichroa dichroa* (Gmelin), 2. *C. dichroa mimica* Clancey, 3. *C. natalensis natalensis* Smith, 4. *C. natalensis egregior* Clancey and *C. n. egregior* × *C. d. dichroa,* 5. *C. natalensis hylophona* Clancey. — Shaded areas represent the breeding ranges as far as can be determined.

The relationship of *C. dichroa* and *C. natalensis*

As already stated, Hall & Moreau considered the two Cossyphas to be closely allied, but advanced no evidence in support of such a contention. However, distribution maps and data on their ecology confirm that the species' breeding ranges scarcely overlap, except on a rather limited basis from the coast of eastern Pondoland, Transkei, south to Christmas Rock, to the south of East London, in the eastern Cape, where *C. dichroa* breeds at sea level, and *C. natalensis*, breeding as it does in the restricted habitat of bush on coastal dunes, reaches the terminus of its range. Here the two robins occur together, though there is probably an ecological separation when they breed: *C. dichroa* in stands of true forest or matted evergreen bush, and *C. natalensis* on sandy coastal dunes. With the virtual disappearance of dune habitat to the south of the East London district, *C. natalensis* is presumably unable, faced as it is with the additional constraint of competition from its larger congener (*C. dichroa*), to extend any further south. On the other hand, *C. dichroa* occurs numerously in versant and coastal forest as far south and west as the Mossel Bay district, at 34° 12′ S., 19° 17′ E.

To revert to the terminal population of *C. natalensis*, which occurs convergently and allopatrically alongside the dominant *C. dichroa*, evidence now available shows that in this region the two species hybridize to a greater or lesser degree. In Table 1 above I have already described a hybrid taken at Christmas Rock, to the south of East London, in 1971, and have described a further specimen from Bulugha, which while clearly *natalensis* shows a trend towards *dichroa* in the very dark greying to the pileum and the increase of slate over the mid-dorsum. Years ago, Gunning (1909) described what he believed to be a new species of *Cossypha* from Ngqeleni as *C. haagneri*. A colour plate of this form, executed by C. G. Davies, shows a *natalensis*-like bird with the head-top, nape and mantle unbroken slate-grey, the hind neck with a greenish wash. The female specimen was obtained on 2 August, 1908, by H. H. Swinny, but the taxon's status seems never to have been resolved, though Quickelberge did incorrectly use the name for a proposed subspecies of *C. dichroa* (Quickelberge, 1966). *C. haagneri* is clearly based on a hybrid between *C. natalensis* and *C. dichroa,* with wing 94 and tail 91, which agree with the dimensions provided by a long series of ♂ *C. dichroa.* A third hybrid, again from Ngqeleni, is a skin in the series of *C. dichroa* in the collection of the Transvaal Museum. This specimen is also one of Swinny's series taken in the early years of the present century at Ngqeleni. In this hybrid the general facies is that of *dichroa*, but with the face invaded by rusty buff, this forming a broad superciliary streak.

As far as the available specimen coverage of *C. dichroa* and *C. natalensis* goes these two robins do not hybridize in other parts of South Africa where they breed in a state of ecological and altitudinal contiguity, and that they only do so in a relatively limited area where the terrain funnels and compresses the available and interdigitated habitats into a narrow coastal strip, i. e., in the Transkei and eastern Cape.

Notwithstanding the now established fact that *C. dichroa* and *C. natalensis* are indeed extremely closely allied, as vouchsafed by Hall & Moreau (1970), there appears to be no question of considering the taxa conspecific. At this stage there is no information on which to determine if *C. dichroa* × *C. natalensis* are infertile, but on the basis of the limited nature of the zone of hybridization and the small number of known hybrid specimens it is desirable to continue to treat the two robins as good species.

It is worthwhile here mentioning that to the north of the range of *C. dichroa* in the north of the Transvaal its forest niche in the Eastern Highlands of Zimbabwe and adjacent Mozambique is taken over by the Natal Robin subspecies, *C. n. hylophona*.

Irwin & Clancey (1974), in their paper on the generic groupings of Afrotropical forest-dwelling robins, admit some eleven species as belonging to the genus *Cossypha* Vigors, 1825, the type-species of which is *C. dichroa*. As far as can be determined, no other instance of hybridization between *Cossypha* spp. is on record. Occasional hybridization is, however, conceivable in parts of East Africa where *C. heuglini* Hartlaub, 1866, and *C. semirufa* (Rüppell), 1840, are sympatric to a greater or less degree. *C. heuglini* and *C. semirufa* are of very similar facies, but the latter is on the whole a smaller species, and is more a denizen of forest edge than *C. heuglini,* which favours thickets, tangles and garden shrubbery. Due to habitat alteration, particularly in Kenya, one could expect the species to hybridize on occasion, despite their very different vocalisation, but the occurrence of this is so far not reflected in the literature (see Britton Ed., 1980).

Acknowledgments

For the loan of material of the two robins dealt with in the above communication I am grateful to the following museums: East London Museum (Mr. C. J. Vernon), Transvaal Museum (Dr. A. C. Kemp), and the National Museum of Zimbabwe, Bulawayo (Mr. M. P. Stuart Irwin). Mr. T. B. Oatley's collection of Afrotropical robins recently presented to the Durban Museum proved invaluable in the present research.

Summary

A re-examination of much of the material of the two Afrotropical robins of the Genus *Cossypha*, *C. dichroa* and *C. natalensis*, held in southern African museums has shown that the Natal Robin *C. natalensis* subspecies named *C. n. egregior* in 1956 is not a race of the Mozambique littoral as currently believed, but is a migrant breeding in the coastal regions of the eastern Cape and the southern Transkei. Its non-breeding range is now seen to include coastal Natal and Zululand.

The research further revealed that Hall & Moreau were correct when they treated *C. dichroa* and *C. natalensis* as closely related species in "An Atlas of Speciation in African Passerine Birds", 1970, map 150. It has been established that where the respective ranges of the two *Cossypha* spp. become tightly compressed by topographical and ecological agencies a measure of hybridization occurs, four hybrid specimens from Pondoland, in the Transkei, and the East London district of the Cape being known. Despite these findings, it is recommended that *C. dichroa* (1789) and *C. natalensis* (1840) should continue to be treated as discrete species, as there is no evidence from the assembled data that they hybridize elsewhere.

Zusammenfassung

Erneute Untersuchung eines großen Teiles des in Museen des südlichen Afrika vorhandenen Materials der zwei afrotropischen Rötel-Arten *Cossypha dichroa* (Gmelin, 1789) und *C. natalensis* Smith, 1840, ergab, daß die 1956 benannte Subspe-

zies *C. natalensis egregior* nicht, wie gegenwärtig angenommen, eine im Küstengebiet von Moçambique brütende Rasse, sondern dort nur Wintergast ist, der im Küstengebiet der östlichen Kapprovinz und der Süd-Transkei zur Brut schreitet. Das Verbreitungsgebiet außerhalb der Brutzeit umfaßt demgegenüber, wie sich jetzt ergibt, auch die Küstenregion von Natal und Zululand.

Die vorliegende Untersuchung bestätigt ferner, daß Hall & Moreau im Recht waren, wenn sie *C. dichroa* und *C. natalensis* in „An Atlas of Speciation in African Passerine Birds" (1970, Karte 150) als nahe verwandte Arten behandelten. Es wurde jetzt festgestellt, daß dort, wo die Verbreitungsgebiete der beiden *Cossypha* -Arten durch topographische und ökologische Verhältnisse eng zusammengedrängt werden, ein gewisses Maß von Hybridisierung vorkommt: es sind vier Mischlinge aus Pondoland (Transkei) und aus der Gegend von East London (Kapprovinz) bekannt. Desungeachtet wird empfohlen, *C. dichroa* und *C. natalensis* als getrennte Arten zu behandeln, da es nach den vorliegenden Daten keinen Beweis dafür gibt, daß sie auch anderswo hybridisieren.

Literature cited

Britton, P. L. Ed. (1980): Birds of East Africa. — Nairobi. Pp. 137–138.

Clancey, P. A. (1956): The South African races of *Cossypha natalensis* Smith, with the description of a new race from southern Mozambique. — Bull. Brit. Orn. Club 76 (7): 115–119.

— (1966): A catalogue of the birds of the South African Sub-Region, Part III. — Durban Mus. Novit. 7 (11): 452–453.

— Ed. (1980): S.A.O.S. Checklist of Southern African birds. — Johannesburg. P. 184.

Gunning, J. W. B. (1909): On a new species of *Cossypha* from West Pondoland. — Ann. Transv. Mus. 1 (3): 174.

Hall, B. P., & R. E. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — London. P. 126.

Irwin, M. P. S., & P. A. Clancey (1974): A re-appraisal of the generic relationships of some African forest-dwelling robins (Aves: Turdidae). — Arnoldia Rhod. 6 (34): 1–19.

Quickelberge, C. D. (1966): Geographical variation in the Chorister Robin *Cossypha dichroa* (Gmelin). — Durban Mus. Novit. 8 (5): 39–45.

Ridgway, R. (1912): Color standards and color nomenclature. — Washington.

Skead, C. J. (1967): Ecology of birds of the eastern Cape Province. — Ostrich, Suppl. No. 7: 80.

Address of author: Dr. P. A. Clancey, Director, Durban Museum, P.O.Box 4085, Durban 4000, South Africa.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Allopatric species of birds approaching in western Cameroon: the *Nectarinia adelberti, N. rubescens* example

by

M. LOUETTE

Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, Tervuren

Introduction

The ornithogeography of Africa is studied quite intensely. Among those who pioneered the study of the interrelationship of the avifauna from different parts of the equatorial forest on this continent, in the first place such authors as Chapin (1932) for Lower Guinea and Marchant (1954) for Upper Guinea must be mentioned. In recent years, there have been attempts towards an ornithogeography of Africa by objective methods, through the computation of all the bird species' distributions combined, with ordinator (Diamond & Hamilton, 1980; Crowe & Crowe, 1982). These statistical studies have, of course, only been possible since the distribution of all terrestrial African land bird species has been mapped sufficiently accurate by Hall & Moreau (1970) and Snow (1978). It appears, however, that detailed case studies are necessary to understand the phenomena that caused the present bird distribution and especially to delimit the regions in need of field research.

Prof. M. Eisentraut has understood this a long time ago and discovered such an area with his pioneering studies in western Cameroon: the region where Upper Guinea and Lower Guinea meet (see his list of publications on this matter, including: 1963, 1968, 1969, 1970, 1973). It was therefore fitting, in my opinion, to submit a paper, for the present volume, with the key position of the Bight of Biafra well demonstrated. I have presented elsewhere (Louette, 1981) an analysis pertaining to the birds of this area in general.

The species under consideration

Upon examination of Hall & Moreau's (op. cit.) maps 301 and 302, one is struck by the almost perfect coverage of the African equatorial forest by the combination of ranges of the allopatric taxa of sunbirds *adelberti* and *rubescens,* both in the *Chalcomitra* group of *Nectarinia,* meeting "somewhere in western Cameroon". I have already pronounced the tentative opinion (Louette, op. cit.) that these two might be more closely related than recognised generally. White (1963) and especially Hall & Moreau (op. cit.), place them in different superspecies: *adelberti* with *senegalensis* and *hunteri; rubescens* with *amethystina* and *fuliginosa.*

Nectarinia adelberti (Gervais)

This sunbird is endemic to forested Upper Guinea, eastwards from "Sierra Leone" (see Map 1). The type was said to have come from "Senegambia", but this is doubted by Bannerman (1948). The easternmost regular records are at Calabar (Nigeria) (Mackenzie, 1979), where it is apparently "resident and occasionally to frequently" seen. But there is also an observation from 7–8 km south of Kribi (Cameroon) by Turner & Forbes-Watson (1979). However, I have questioned this (Louette, op. cit.). The bird was seen "about ten meters up in a tree" and the authors said to have compared with the species observed before by them in Liberia, where another race occurs than the most likely one in Cameroon. Anyhow, no specimen was ever collected in Cameroon and, if correctly identified, I believe they saw a straggler.

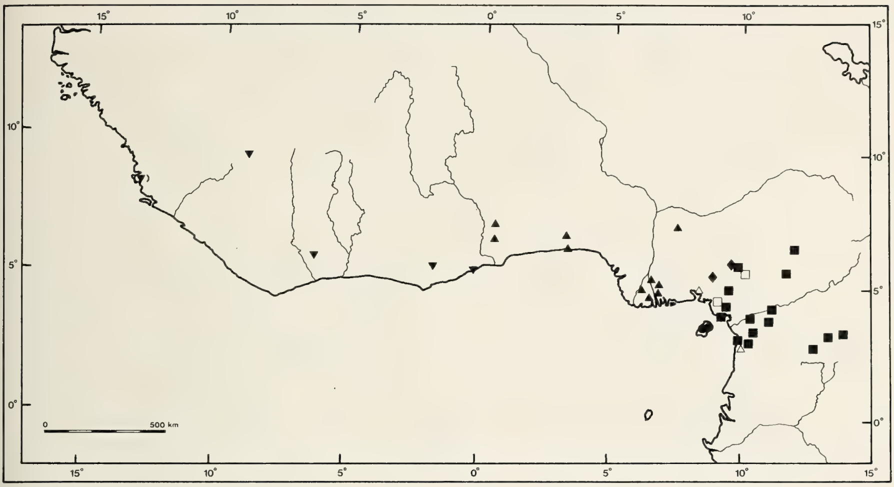
The species has two well-defined races: males of the nominate race, in the west (Ghana included) are chocolate-brownish coloured dorsally with more orange-brownish wings and a metallic-green cap on the forehead. Ventrally, the bird is pale chestnut, with a pale yellow breast, which is surrounded in turn by brown, coloured as the back. Also present are two metallic malar stripes. The female is a nondescript greyish and pale yellowish bird, with the typical pattern of a *Nectarinia* female (I will not elaborate here on colour of females, except for the race *rubescens stangerii*).

The males of the race *eboensis* Jardine, occurring from Togo eastwards, are much more uniform in brown colours than the nominate race, but otherwise similar. The dorsal side is identical to the nominate race, the ventral side being decidedly darker chestnut and the wing coverts are similar in colour to the back, not contrasting in colour.

Measurements of *N. adelberti* figure in Table 1. There is indeed a superficial resemblance with *senegalensis* and *hunteri,* e. g. in the "straw" like structure of the coloured breast feathers in males.

Nectarinia rubescens (Vieillot), synonym: *N. angolensis* (Lesson)

The vicariant species occurs in forest on Fernando Po and from western Cameroon towards western Kenya and northern Angola. It is a trifle larger than *adelberti* (see measurements in Table 1), but otherwise similar in shape and bill structure and in general colour. It bears also a superficial resemblance to *amethystina* and *fuliginosa,* in the positioning of metallic feather patches. The nominate race occupies virtually the whole range of



Map 1. Localisation of specimens examined (closed symbols) and particular records (open symbols) of *Nectarinia adelberti* and *N. rubescens* in western Africa. ▼ *N. a. adelberti,* ▲ *N. a. eboensis,* ◆ *N. r. crossensis,* ● *N. r. stangerii,* ■ *N. r. rubescens.*

the species except for extreme western Cameroon and Fernando Po. This sunbird is chocolate brown all over except for a metallic forehead cap, reflecting greenish (front), lined with a purplish band backwards; metallic coloured malar stripes and a metallic green coloured breast, again with a purplish edge towards the belly. The females are virtually indistinguishable from those of *adelberti.*

In the birds on Fernando Po (*stangerii* Jardine) females have heavier breast-streaking than continental specimens. I have seen 2 adult female birds collected by Prof. M. Eisentraut (ZFMK 63.938, 68.655) and compared with much material from Cameroon and Zaïre and think that indeed the race can be accepted, although the males are identical in colouration to mainland birds (see also Amadon, 1953 and Eisentraut, 1973 with whose findings I agree).

The name *N. r. crossensis* (Serle, 1963) was proposed for two male and one accompanying female specimens from the localities Mamfé and "West of Bamenda", both in western Cameroon; males differing only from nominate birds in lacking the metallic breast colour, this one being replaced by the same dark brown as present on other parts of the bird. These birds, said to require confirmation as a separate race by White (1965) and Eisentraut (1973), form the key in the following discussion. The two male birds are fully adult. It must be stressed that the metallic breast is one of the first adult male characteristics that is developed in *rubescens.* Therefore it is exclu-

Table 1: Measurements of *Nectarinia adelberti* and *N. rubescens* (in mm).

Males	wing			tail			total culmen			tarsus		
	n	mean	range	n	mean	range	n	mean	range	n	mean	range
N. a. adelberti Sierra Leone: 1, Ghana: 2. ZMB: 2, KMMA: 1.	3	62.7	(61.5–64.0)	2	—	(35.5–37.0)	2	—	(20.0–21.0)	3	15.2	(15.0–15.5)
N. a. eboensis Togo: 2, Nigeria: 7, Benin: 3. ZNB: 1, BMNH: 5, ZFMK: 2, MNHN: 3, KMMA: 1.	10	63.0	(60.5–66.0)	11	38.8	(36.0–42.0)	11	20.5	(19.0–22.0)	11	16.0	(15.0–16.5)
N. r. crossensis Cameroon: 1. BMNH.	1	66.0	—	1	45.0	—	1	22.5	—	1	16.0	—
N. r. stangerii Fernando Po: 4. KMMA: 1, ZFMK: 3.	4	67.9	(67.5–68.5)	4	44.5	(43.0–46.0)	3	20.7	(20.0–22.0)	4	16.5	(16.0–17.0)
N. r. rubescens Cameroon: 13, Guinea Equatorial: 1. ZMB: 5, BMNH: 1, ZFMK: 2, MNHN: 3, KMMA: 3.	14	65.1	(62.0–67.5)	14	41.3	(37.0–45.5)	13	20.9	(19.5–23.0)	13	16.0	(15.0–17.0)

Table 1 (continued)

Females	wing			tail			total culmen			tarsus		
	n	mean	range	n	mean	range	n	mean	range	n	mean	range
N. a. adelberti Guinea: 1, Ivory Coast: 1. MNHN.	2	—	(56.0–56.5)	2	—	(30.5–33.0)	2	—	(16.5–18.5)	2	—	(14.5–15.5)
N. a. eboensis Nigeria: 1, Togo: 1. ZFMK, ZMB.	2	—	(55.5–60.0)	2	—	(32.0–33.5)	2	—	(19.5–20.0)	2	—	(14.5–16.0)
N. r. crossensis Cameroon: 1. BMNH.	1	60.0	—	1	36.5	—	1	22.0	—	1	15.0	—
N. r. stangerii Fernando Po: 2. ZFMK.	2	—	(61.5–63.5)	2	—	(37.5–39.0)	2	—	(19.5–20.0)	2	—	(16.0–16.5)
N. r. rubescens Cameroon: 2. ZMB, KMMA.	2	—	(57.0–64.0)	2	—	(34.5–38.5)	2	—	(21.0–22.0)	2	—	(15.5–16.0)

Table 2: Measurements of *Nectarinia (Chalcomitra)* specimens from the KMMA collection (in mm).

	wing		tail		total culmen		tarsus	
	mean	range	mean	range	mean	range	mean	range
N. hunteri 5 ♂ from Kenya	70.4	(69.0–72.5)	48.5	(46.0–52.0)	26.8	(26.0–27.0)	17.6	(17.0–18.0)
N. senegalensis 5 ♂ from Sudan	66.8	(66.5–67.5)	45.5	(44.0–46.0)	25.1	(24.0–26.0)	16.6	(16.0–17.5)
N. amethystina 5 ♂ from Zaïre (Shaba)	68.4	(67.0–69.0)	42.8	(42.0–43.0)	24.9	(24.5–25.0)	16.7	(16.0–18.0)
N. fuliginosa 5 ♂ from Zaïre (Lower Zaïre)	68.3	(66.5–70.5)	44.5	(42.5–45.5)	24.0	(23.5–24.5)	17.6	(16.5–18.0)

ded that they are merely immatures. These *crossensis* specimens represent in my opinion the "missing link" for consideration on possible relationship between *adelberti* and *rubescens.*

The other species in the *Chalcomitra* group

As already mentioned briefly, four other species belong in this group, which is rather uniform in plumage pattern.

Nectarinia hunteri and *N. senegalensis* resemble each other quite close, having both a scarlet breast patch, differences being the metallic shoulder and rump patches in *hunteri,* which on the other hand lacks the metallic throat of *senegalensis* and has less blue barring on the scarlet; it appears also to be somewhat larger (see measurements in Table 2). These two were put in a superspecies, together with *adelberti* by Hall & Moreau (op. cit.) but from the measurements one can see that there is an appreciable size difference.

Nectarinia fuliginosa and *N. amethystina* also are very similar to each other. They are characterized by a purplish-metallic throat and upper breast. *Fuliginosa* is of a paler brown above and has some minor differences in metallic colour compared with *amethystina,* but it is the only species in the group having pectoral tufts (yellow). Hall & Moreau (op. cit.) thought these two formed one superspecies together with *rubescens. Fuliginosa* has a western coast distribution and *amethystina* is limited to southern savannas so that they are allopatric to *rubescens,* except at the coast and in southern Zaïre and northern Angola. The size can de deducted from measurements in Table 2 and these species prove to be quite larger than *rubescens.*

I have to add that *senegalensis* and *amethystina* being sympatric over wide areas, the six species cannot possibly be included all in one superspecies. As explained below, I split *Chalcomitra* into three, not two superspecies.

Discussion

It appears that we can limit the present discussion on relationship to the species *adelberti* and *rubescens* only. The measurements indicate that size differences between the two species are slight.

1). Size augments from west to east, especially tail-length, and to a lesser extent wing-length, *a. eboensis* being somewhat larger in general than *a. adelberti, r. rubescens* (r) in turn being larger than *a. eboensis* (e) (approximate proportions for male measurements e/r: wing: 97%; tail: 94%; total culmen: 98%; tarsus: 100%).

2). *Crossensis* does not seem to differ at all in size from *r. rubescens,* but *stangerii* (s) appears to be somewhat longer-winged and longer-tailed in our small sample (r/s: wing: 96%; tail: 93%; total culmen: 101%; tarsus: 97%).

3). These figures prompt to the conclusion that the size proportion of *a. eboensis* versus *r. rubescens* is about equal to the size proportion of *r. rubescens* versus the island form *stangerii.*

Colouration in females being essentially similar we have to turn to the male plumage. The colours are replaced as follows from west to east in *adelberti: eboensis* is darker brown ventrally and on the wing coverts, giving it a generally more uniform appearance than *adelberti,* tending towards *rubescens.* From east to west, the races in *rubescens* have the following colour replacement: *crossensis,* loss of metallic breast, present in the other races. A comparison between *eboensis* and *crossensis* results in the following difference: straw-coloured breast replaced by brown, identical to ventrum; appearance of purplish band behind metallic green cap. Brown ventrum and dorsum completely similar, as well as malar stripe. The very restricted *crossensis* population could have been the result of a more recent injection of *N. adelberti* blood into *N. rubescens* (maybe the metallic breast patch is commanded by few genes only). There is, however, no information on the situation east of Calabar and west of Mamfé where contact is expected between *eboensis* and *crossensis.*

If one assumes that these taxa are related, then one could therefore postulate that the early speciation of *proto-adelberti* occurred in the western part of the forest and *proto-rubescens* in the eastern part of the forest, from a common ancestor. In all probability, during a drier period in the Pleistocene, the equatorial forest was cut into a western and an eastern part near the Bight of Biafra (by savanna? — see Louette, 1981); this gap seems to have formed a barrier for species as those under consideration. In this case the gap has a taxonomical more important consequence than the one more to the west (separating the two *adelberti* races).

For the *adelberti* division it is important to stress that it was not the Dahomey gap proper that must be taken responsible because the birds in the forest patch in Togo (and Benin) belong to the eastern *eboensis.* One must consider that another forest gap, in eastern Ghana, was effective in this particular case. The species, however, is nowadays not at all limited to high forest, but occurs also "in the neighbourhood of native villages" (Bannerman, 1948), "open country . . . orchard bush . . . and the old farms" (Marchant, 1953), "riverine areas and Calabar city" (Mackenzie, 1979), although from its range map it appears to be a stenotypic rain forest belt species.

Still making hypotheses, the *eboensis* population may be due to an earlier injection of *rubescens* blood into *adelberti,* pertaining to the loss of warm-chestnut colouration.

Conclusion

In view of the situation analysed, I consider *N. adelberti* and *N. rubescens* as a typical allospecies pair in one superspecies, being a good example of a "complete equatorial forest" coverage. The population *"crossensis"* could be due to a limited extent of hybridization and, pending new information, it must be accepted as stable and geographically well localized and thus valid as a race of *rubescens,* where it belongs in measurements and colour-pattern.

The population on Fernando Po is to be considered also as a valid race *(stangerii),* with characteristics versus *r. rubescens*: darker and broader streaks ventrally in females, but also somewhat larger wing and tail lengths.

Furthermore, I consider there are two other superspecies in *Chalcomitra. N. senegalensis* and *N. hunteri* are morphologically quite close to each other, with a complete savanna coverage. They are even more different in size than *adelberti* and *rubescens* (proportions of ± 105–107 % in means of measurements).

N. amethystina and *N. fuliginosa* form a third superspecies. These two are allopatric and about the same size (equal approximately to *senegalensis*). The possession of tufts in one species, absent in the other, represents in my opinion an appreciable barrier for genetic exchange, comparable to the colour differences between *adelberti* and *rubescens.*

Acknowledgements

I am indebted to the following persons, for loan of material: Dr. G. Mauersberger, Zoologisches Museum Berlin (ZMB), Dr. C. Erard, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN), Mr. I. G. J. Galbraith, British Museum (Natural History), Tring (BMNH) and to the staff of the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn (ZFMK).

Zusammenfassung

Die afrikanischen Nektarvögel der *Chalcomitra*-Gruppe lassen sich, anders als bisher angenommen, in drei Superspezies gliedern, die sich aus jeweils zwei Allospezies zusammensetzen: *Nectarinia (Chalcomitra) senegalensis* + *N. (Ch.) hunteri, N. (Ch.) amethystina* + *N. (Ch.) fuliginosa* sowie *N. (Ch.) adelberti* + *N. (Ch.) rubescens.* Die ursprünglich waldbewohnenden Arten *N. adelberti* und *N. rubescens,* bisher nicht als so nahe miteinander verwandt betrachtet, erwiesen sich als echte Allospezies in einer und derselben Superspezies. Ihre artliche Differenzierung erfolgte vermutlich im Zusammenhang mit der Trennung des westafrikanischen Waldgebietes in einen östlichen und einen westlichen Teil, die im Gebiet der Bucht von Biafra während einer pleistocänen Trockenperiode erfolgt sein dürfte. Es erscheint möglich, daß die von Serle 1963 aus West-Kamerun beschriebene *Chalcomitra rubescens cros-*

sensis ihre Entstehung z. T. der Introgression von *adelberti*-Genen verdankt, wie auch die von Togo bis Calabar verbreitete *N. adelberti eboensis* Jardine aus einer früheren Vermischung von westlicher *N. adelberti* mit östlicher *N. rubescens* hervorgegangen sein könnte. *N. rubescens stangerii* Jardine von Fernando Po ist eine unterscheidbare Subspezies.

References

Amadon, D. (1953): Avian systematics and evolution in the Gulf of Guinea. The J. G. Correia collection. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 100: 393–451.

Bannerman, D. A. (1948): The birds of tropical West Africa. Vol. 6. — London: Crown Agents.

Chapin, J. P. (1932): The birds of the Belgian Congo. Part 1. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 65.

Crowe, T. M., & A. A. Crowe (1982): Patterns of distribution, diversity and endemism in Afrotropical birds. — J. Zool., London (in press).

Diamond, A. W., & A. C. Hamilton (1980): The distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa. — J. Zool., London 191: 379–402.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Hamburg & Berlin.

— (1968): Die tiergeographische Bedeutung des Oku-Gebirges im Bamenda-Banso-Hochland (Westkamerun). — Bonn. zool. Beitr. 19: 170–175.

— (1969): Gibt es in West-Afrika eine auf Montangebiete beschränkte Säugetierfauna? — Bonn. zool. Beitr. 20: 325–334.

— (1970): Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. — Umschau 70: 70–75.

— (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 3.

Hall, B. P., & R. E. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — London: British Museum.

Louette, M. (1981): The birds of Cameroon. An annotated check-list. — Verh. K. Acad. Wet. Let. sch. K. België (Kl. Wet.), Brussel 43 (163).

Mackenzie, P. (1979): Birds of the Calabar area. — Malimbus 1: 47-54.

Marchant, S. (1953): Notes on the birds of South-eastern Nigeria. — Ibis 95: 38–69.

— (1954): The relationship of the Southern Nigerian avifauna to those of Upper and Lower Guinea. — Ibis 96: 371–379.

Serle, W. (1963): A new race of sunbird from West Africa. — Bull. Brit. Orn. Cl. 83: 118–119.

Snow, D. W. (Ed.) (1978): An atlas of speciation in African non-passerine birds. — London: British Museum.

Turner, D. A., & A. D. Forbes-Watson (1979): *Nectarinia adelberti* au Cameroun. — Oiseau Rev. franç. Orn. 49: 158.

White, C. M. N. (1963): A revised check-list of African flycatchers, tits, tree creepers, sunbirds, white-eyes, honey eaters, buntings, finches, weavers and waxbills. — Lusaka: Government Printer.

— (1965): A revised check-list of African non-passerine birds. Addendum. — Lusaka: Government Printer.

Author's address: Dr. M. Louette, Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, B-1980-Tervuren, Belgium.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Zur Herpetofaunistik Kameruns (II)[1]

von

ULRICH JOGER

Fachbereich Biologie (Zoologie) der Philipps-Universität, Marburg

Einleitung

Kamerun ist sicher, neben Zaire und Äthiopien, eines der an Wirbeltierarten reichsten Länder des afrikanischen Kontinents. Begründet liegt dies zum einen in der enormen Nord-Süd-Erstreckung des Landes — von der Sahelsavanne bis in den tropischen Regenwald —, zum anderen in seiner extremen orographischen Gliederung durch zahlreiche Gebirgsmassive bis 4000 m Höhe. Diese wirken einerseits als Faunenscheide zwischen west- und zentralafrikanischen Taxa, andererseits sind sie selbst Ausgangspunkt endemischer Speziationsprozesse (vgl. hierzu Eisentraut 1963, 1973, Böhme & Klaver 1981).

So ist es folgerichtig, daß auch die Herpetofauna dieses Landes vergleichsweise intensiv bearbeitet wurde und wird. Zu nennen sind unter den neueren Arbeiten neben denen der frankophonen Autoren Monard, Perret und Amiet (vgl. Literaturverzeichnis) besonders die von Mertens (1938, 1939, 1940, 1968) und Böhme (1975), welche außer selbst gesammeltem Material die umfangreichen Sammlungen Eisentrauts auswerteten.

Die für afrikanische Verhältnisse reichhaltige Literatur darf jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, daß noch große Forschungslücken klaffen. Auch in den letzten Jahren sind noch neue Froscharten aus Kamerun beschrieben worden (Amiet 1979, 1980); weitere harren ihrer Beschreibung. Für die Echsen des Landes existiert noch nicht einmal eine Artenliste. Insbesondere in den Savannen des Nordens und in den Bergländern des Westens ist in Kamerun weiterhin Feldforschung vonnöten. Hier einen Beitrag zu leisten, war das Ziel zweier Forschungsreisen, über deren herpetofaunistische Ausbeute in Kamerun hier berichtet werden soll. Das eigene Material wurde im November/Dezember 1976 und im Januar 1981 gesammelt. Andere Sammler steuerten weiteres Material bei.

Zuallererst möchte ich Dr. Alfons Renz (ehemals Tchollíré) für die Überlassung seiner Schlangensammlung danken, weiterhin Dr. W. Bützler (ehemals Garoua), H.

---

[1]) Diese Arbeit ist als Erweiterung und Ergänzung der von Böhme (1975) veröffentlichten Faunistik anzusehen.

Schmidt (Braunschweig), R. Schulte (Neuhausen), B. Schulz (Moers), P. Shu-Mfosono (Bafout) und H. Zimmermann (Stuttgart). Für Hilfe bei der Artbestimmung, eine Durchsicht des Manuskripts und manch guten Ratschlag danke ich Dr. W. Böhme (Bonn), sowie Dr. J.-L. Perret (Genève) für die Bestimmung der Gattungen *Hylarana* und *Ptychadena* und B. Hughes (Legon) für eine Nachbestimmung der Schlangen. Dank schulde ich auch dem Deutschen Akademischen Austauschdienst für die Finanzierung der zweiten Reise und Dr. W. Nentwig, Marburg, für seine Hilfe beim Sammeln und Autoreparieren während dieser Fahrt. Ganz besonders dankbar bin ich meiner treuen Reisegefährtin, meiner Frau Julie.

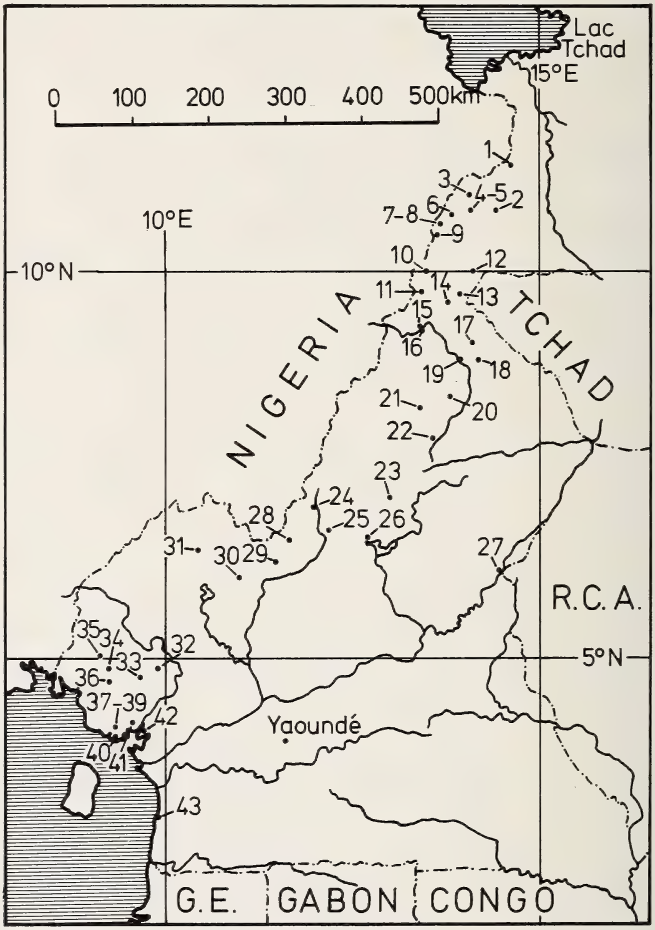

Lac Tchad
15°E
0 100 200 300 400 500km
1
3
4-5
2
6
7-8
9
10°E
10
12
10°N
11
14
13
15
NIGERIA
TCHAD
16
17
19
18
21
20
22
23
24
25
26
28
27
31
30
29
R.C.A.
35
34
32
33
5°N
36
37-39
42
Yaoundé
40
41
43
G.E.
GABON
CONGO

Abb. 1: Lage der Fundorte 1 bis 43 in Kamerun.

Liste der Fundorte

Mit Ausnahme der schon zum Kongobecken zählenden Binnenregenwälder des Südostens liegt aus allen Großlandschaften Kameruns Material vor (vgl. Abb. 1): aus der Sahelsavanne (Fundorte 1 und 2), dem Mandaragebirge (3–11), der Sudansavanne (12–21), vom Adamaouaplateau (22–27), den Westkameruner montanen und submontanen Grasländern (28–31), den Westkameruner montanen und submontanen Regenwäldern (32–39) und den immerfeuchten Küstenregenwäldern (40–43). Als Sammlerangabe gilt, sofern nichts anderes vermerkt, „leg. J. und U. Joger".

1) Waza — 20. 11. 76, 21. 1. 81
2) Straße Mora–Maroua (42 km S Mora) — 13. 1. 81
3) Straße Mora–Mokolo (30 km S Mora) — 20. 11. 76
4) Straße Meri–Mokolo (14 km S Meri) — 13./14. 1. 81
5) Straße Meri–Mokolo (20 km S Meri) — 14. 1. 81
6) 6 km W Mokolo — 14. 1. 81
7) Gouria — 20. 11. 76
8) 10 km S Gouria — 20. 11. 76
9) Straße Rhumsiki–Boura (15–20 km S Rhumsiki) — 19. 11. 76; 14. 1. 81; o. Datum (leg. A. Renz)
10) Straße Boura–Dembo (80 km N Garoua) — 15. 1. 81
11) Straße Dembo-Garoua (30 km N Garoua) — 15./16. 1. 81
12) Bidzar — 22. 11. 76
13) Mayo Louti bei Figuil — 22. 11. 76
14) Tchonchi — 23. 11. 76
15) Garoua — o. Datum (leg. W. Bützler)
16) Benue E Garoua — 23. 11. 76
17) Rey Bouba — 24./25. 11. 76
18) Tchollíré — o. Datum (leg. A. Renz)
19) zwischen Campement „Grand Capitaine" und dem Benue — 17. 1. 81
20) zwischen Campement „Buffle Noir" und Banda — 18. 1. 81
21) zwischen Cobas und Mbé — 18. 1. 81
22) 40 km N Ngaoundéré, an der Adamaoua-Schwelle — 27./28. 11. 76; 18. 1. 81
23) Minim — 29. 11. 76
24) Piste Banyo–Sambolabbo (20 km N Banyo) — 21. 1. 81
25) Straße Banyo–Tibati (32 km E Banyo) — 24. 1. 81
26) Malarba (12 km N Tibati) — 25. 1. 81
27) Straße Lokoti–Garoua Boulai (40 km N G. Boulai) — 26. 1. 81
28) Mayo Darlé (50 km S Banyo) — 1. 12. 76
29) Mfi-Fluß, S Magba — 2. 12. 76
30) Mt. Kounden — 4. 12. 76
31) Bafout — o. Datum (leg P. Shu–Mfosono)
32) S Nkongsamba — 5. 12. 76
33) Mt. Koupe — 5./6. 12. 76
34) 40 km N Kumba — 10./11. 4. 77 (leg. H. Zimmermann)
35) Straßenkreuzung Kumba/Foum/Mamfe — 13. 12. 76; Oktober 1976 (leg. B. Schulz)
36) Kumba — Mai 1977 (leg. H. Zimmermann)
37) Kreuzung Buea/Victoria/Kumba — 12. 12. 76
38) Mt. Cameroun, 100 km oberhalb Musake-Hütte (1950 m) — 11. 12. 76
39) NE Buea (1100 m) — 10./12. 12. 76
40) Umgebung von Victoria — 9. 12. 76; 1975 (leg. R. Schulte)
41) zwischen Douala und Tiko — 7. 12. 76
42) Douala — 8. 12. 76
43) Kribi — Februar 1977 (leg. H. Zimmermann und H. Schmidt)

Gesammeltes Material

Das gesamte Material befindet sich in der herpetologischen Sammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums A. Koenig in Bonn (ZFMK). Es wird im folgenden in systematischer Reihenfolge aufgelistet und kommentiert. Soweit bekannt, werden die ökologischen Fundumstände mitgeteilt.

Caeciliidae

***Geotrypetes seraphini* (A. Duméril, 1859).** — 1 Ex.: 33 (ZFMK 19456). Die Blindwühle wurde tot in der Laubstreu einer Plantage am Fuße des Südhangs des Mt. Koupe gefunden.

Pipidae

***Xenopus fraseri* Boulenger, 1905.** — 6 Ex.: 33 (ZFMK 19457–462). Drei Tiere dieser Regenwaldart wurden in einem Teich in Dorfnähe am Fuße des Mt. Koupe gefangen, die drei übrigen im Stillwasserbereich eines Baches oberhalb der Plantagengrenze. Der Fundort liegt am westlichen Rand des bekannten Verbreitungsgebietes (Perret 1966).

***Xenopus laevis* (Daudin, 1803).** — 1 Ex.: 22 (ZFMK 19463); 11 (Photobeleg). Auch dieser, in Kamerun auf die Sudan-Savanne beschränkte Krallenfrosch erreicht hier die Westgrenze seiner Verbreitung. Die Exemplare sind der Unterart *sudanensis* Perret, 1966, zuzuordnen. Eines wurde im Stillwasser eines Bächleins an der Adamaoua-Schwelle in 900 m Höhe gefangen, weitere (nicht konserviert) in einem klaren Quelltümpel am Südrand der Mandara-Berge (in beiden Fällen felsiger Untergrund).

***Xenopus tropicalis* (Gray, 1864).** — 3 Ex.: 29 (ZFMK 19464–466). Der Fundort, Stillwasserbereich eines in einen Nebenfluß des Mbam mündenden Bächleins, liegt für diese Regenwaldart (Arnoult & Lamotte 1968) sehr weit nördlich.

***Xenopus muelleri* (Peters, 1847).** — 3 Ex.: 4 (ZFMK 34061–063); 5 (gesichtet). In einem wenige m^2 umfassenden Restwasserloch in den Felsen der Mandaraberge fanden wir diesen nördlichsten Krallenfrosch in so hoher Populationsdichte, daß „blinde" Kescherzüge stets mehrere Exemplare erbrachten. Bemerkenswert ist, daß mehrere Entwicklungsstadien nebeneinander existierten. Konserviert wurden eine Larve, noch ohne Gliedmaßen, eine kurz vor der Metamorphose befindliche Larve und ein metamorphosiertes Jungtier. Der zweite Fundort ist eine dichtbewachsene Pfütze neben einem teilausgetrockneten Bach, in dessen klaren Kolken keine Frösche gesehen wurden.

Bufonidae

***Bufo xeros* Tandy, Tandy, Keith & Duff-McKay, 1976.** — 1 Ex.: 16 (ZFMK 19586).

***Bufo regularis* Reuss, 1834.** — 12 Ex.: 13 (ZFMK 19532–537), 16 (ZFMK 19519–521); 25 (Photobeleg).

***Bufo maculatus* Hallowell, 1854.** — 11 Ex.: 22 (ZFMK 19538–539); 24 (Photobeleg); 25 (Photobeleg), 29 (ZFMK 19540–543), 32 (ZFMK 19544), 33 (ZFMK 19545–548).

Die Problematik der drei nahverwandten Arten *B. regularis, B. xeros* und *B. maculatus* wurde bei Joger (1982: 309) näher ausgeführt. Am Benue-Ufer bei Garoua wurden *B. regularis* und *B. xeros* sympatrisch angetroffen. *B. maculatus* war an einem Bächlein östlich Banyo mit *B. regularis* sympatrisch. Dort zeigten beide Arten gleichzeitig (Ende Januar) Ruf- und Paarungsaktivität. Jungkröten vom nordkameruner Fundort Figuil (in der Karte bei Joger, op. cit., als Sympatrienachweis für *B. maculatus* und *B. regularis* eingezeichnet) erwiesen sich als fehlbestimmte *B. regularis.*

***Bufo djohongensis* Hulselmans, 1977.** — 8 Ex.: 28 (ZFMK 19487–494). Diese Kröten wurden in und an einem schnellfließenden, mit Galeriewald umstandenen Bach des Adamaoua-Hochlands nachts in voller Paarungsaktivität angetroffen. Am Fundort wurde keine andere Krötenart beobachtet.

Aufgrund fehlender Tarsalfalten, aber mittelgroßer Tympani handelt es sich um Angehörige des „*Bufo funereus-steindachneri-vittatus*-Komplexes" (sensu Tandy & Keith 1972). Von *B. steindachneri* Pfeffer, 1892, unterscheiden sie sich durch das Fehlen roter Schenkelmarken, gedrungenere Körpergestalt, stärker aufgewölbte Parotoiden und nicht fusionierende Tarsalrand-Tuberkel, von *B. villiersi* Angel, 1940, durch viel geringere Größe (vgl. Perret 1971) und von *B. funereus* Bocage, 1866, durch die von Hulselmans (1977) angegebenen Merkmale, insbesondere durch kaum ausgeprägten Sexualdimorphismus in der Größe (5 ♂ : 43–47 mm, 3 ♀ : 43–50 mm) und im Durchmesser des Tympanums (♂ und ♀ 2,0 bis 2,1 mm). Im Gegensatz zu Hulselmans, dessen Exemplare vor der Paarungssaison gefangen worden waren, sei jedoch betont, daß auch bei *djohongensis* die für den Artenkomplex typische Ausbildung einer schwammigen, aufgedunsenen „Froschhaut" zum Paarungskleid des ♂ gehört.

Wegen der morphologischen Unterschiede zu *B. funereus*, welche in Kamerun nicht vorkommt (Perret, in litt.), wird *B. djohongensis* hier als eigenständige Art angesehen.

***Bufo superciliaris* Boulenger, 1887.** — 1 juveniles Ex.: 36 (ZFMK 18682).

***Wolterstorffina parvipalmata* (Werner, 1898).** — 1 Ex.: 38 (ZFMK 19566). Diese für das westkameruner Bergland endemische Zwergkröte ist bei Mertens (1939, 1940) und bei Amiet (1971 b) ausführlich behandelt worden. Unser Exemplar wurde in der Nebelwaldzone des Kamerunberges, in etwa 1 850 m Höhe, am Boden zwischen Fallaub gefunden.

***Werneria mertensi* (Amiet, 1972).** — 2 Ex.: 34 (ZFMK 19441–442). Die Tiere stimmen in Habitus und Zeichnung mit dem bei Amiet (1972: 140, Pl. 2c + d) abgebildeten überein. Die Gattung *Werneria* mit ihren bisher vier aberranten, untereinander eng verwandten Zwergformen ist für das westkameruner Bergland endemisch und wurde erst vor kurzem von der Gattung *Bufo* wieder abgetrennt (Amiet 1976).

Ranidae

***Aubria subsigillata* (A. Duméril, 1856).** — 1 Ex.: 41 (ZFMK 19567). Das Exemplar dieser Regenwaldart wurde nachts am grasbewachsenen, sumpfigen Ufer eines langsam fließenden Flüßchens gefunden. Es stimmt mit der Beschreibung bei Perret (1966) überein.

***Hylarana longipes* Perret, 1960.** — 1 Ex.: 28 (ZFMK 19568). Die Bestimmung dieser wie der folgenden beiden Arten übernahm dankenswerterweise Dr. J.-L. Perret, Genève. Näheres zur Abgrenzung der Arten dieser Gattung ist seiner Arbeit (Perret 1977) zu entnehmen. Das ♀ wurde am Boden des schattigen Galeriewaldes an einem schnellfließenden Bach im Bergland gefangen. Es suchte in einer großen Wasserlache Schutz.

***Hylarana albolabris* (Hallowell, 1856).** — 3 Ex.: 29 (ZFMK 19569), 43 (ZFMK 22256–257); 27 (Photobeleg). Das große ♀ von Magba fand sich ebenfalls im Galeriewald eines Baches in einem Altwasser. Es scheint sich um die nordwestlichste bekannte Lokalität zu handeln. Das ♀ aus Ostkamerun saß an einem schnellfließenden Bach bewegungslos auf einer über das Wasser ragenden Baumwurzel. Auch sein Fundort liegt sehr weit nördlich für diese Regenwaldart.

***Hylarana lepus* (Andersson, 1905).** — 1 Ex.: 34 (ZFMK 19447). Von H. Zimmermann gefangen am Jile-Fluß in Montanwald.

***Hylarana galamensis* (Duméril & Bibron, 1841).** — 3 Ex.: 16 (ZFMK 19571), 17 (ZFMK 19572–573); 4 (Photobeleg). Diesen in Kamerun für die Sudan-Savanne charakteristischen Frosch fanden wir am Ufer des Benue bei Garoua, im Überschwemmungsgebiet des Mayo Rei bei Rey Bouba (beides nachts), sowie unter Steinen am Ufer eines Restwasserloches in den Mandara-Bergen (Jungtiere).

***Scotobleps gabonicus* Boulenger, 1900.** — 5 Ex.: 34 (ZFMK 19446), 35 (ZFMK 19577–580). Alle Exemplare wurden an Flußufern gefangen.

***Petropedetes newtoni* (Bocage, 1895).** — 10 Ex.: 28 (ZFMK 19590), 33 (ZFMK 19581–589). Das Exemplar vom Mayo Darlé wurde an einem Felsen in unmittelbarer Nähe des Baches gefunden. Die Tiere vom Mt. Kupe wurden von Einheimischen gefangen. Die Tiere weisen rudimentäre Schwimmhäute auf. Aufgrund der relativen Größe der Femoraldrüsen sind sie nach Amiet (1973a) zu *newtoni* zu stellen.

***Petropedetes cameronensis* Reichenow, 1874.** — 2 Ex.: 34 (ZFMK 19443–444). Durch die geringe Größe ihres Trommelfells sind die beiden Exemplare — ein adultes ♂ (32 mm) und ein subadultes Tier — unter den in Westkamerun vorkommenden Arten eindeutig als *P. cameronensis* zu bestimmen (Amiet 1973a). Das adulte Tier zeigt zudem die für die Art charakteristischen Wölbungen der Kehlhaut durch die Schallblasen und weist keine knöcherne Papille auf dem Trommelfell auf. Fundumstände wie *Hylarana lepus.*

***Petropedetes* sp.** — 6 Ex.: 22 (ZFMK 19591–592, 19654–657). Die Serie besteht aus einem adulten ♀ und fünf Jungtieren, die nachts, auf überströmten Felsen sitzend, an einem Bach gesammelt wurden. Das Adulttier hat besser entwickelte Schwimmhäute als *P. newtoni* und P. johnstoni, schwächer entwickelte als *P. perreti, P. palmipes* und *P. cameronensis.* Da kein ♂ gefunden wurde, bleibt die Artzugehörigkeit unklar.

***Dicroglossus occipitalis* (Günther, 1858).** — 1 Ex.: 9 (ZFMK 19598); 5 und 13 (Sichtungen). Der ubiquitäre große Ranide wurde in den Mandara-Bergen an Bachufern, bei Figuil am Ufer des Mayo Louti angetroffen.

***Ptychadena mascareniensis* (Duméril & Bibron, 1841).** — 4 Ex.: 31 (ZFMK 18103), 33 (ZFMK 19618), 34 (ZFMK 19436), 41 (ZFMK 19619). Die Exemplare, gefangen an Fluß- bzw. Bachufern, gehören der Unterart *bibroni* Hallowell, 1844, an. Diese und die nachfolgenden drei Arten wurden von Dr. J.-L. Perret bestimmt und bearbeitet (vgl. Perret 1979).

***Ptychadena aequiplicata* (Werner, 1898).** — 1 Ex.: 35 (ZFMK 19602). Nachts an einem schlammigen Ufer gesammelt.

***Ptychadena maccarthyensis* (Andersson, 1937).** — 4 Ex.: 13 (ZFMK 19609), 16 (ZFMK 19610–612). Nachts am Ufer des Benue und des Mayo Louti erbeutet.

***Ptychadena pumilio* (Boulenger, 1920).** — 4 Ex.: 13 (ZFMK 19633–635), 29 (ZFMK 19608). Nachts an Flußrändern gefangen.

***Cardioglossa leucomystax* (Boulenger, 1903).** — 1 Ex.: 29 (ZFMK 19651). Am Boden eines Galeriewaldes gefunden.

***Phrynobatrachus cricogaster* Perret, 1957.** — 3 Ex.: 31 (ZFMK 18104), 33 (ZFMK 19652–653). Diese anhand ihrer Bauchzeichnung leicht kenntliche Art ist ein Endemit der Hochgebirge Südwestkameruns. Am Mt. Koupe wurde sie in einem Bergbach oberhalb der Plantagengrenze erbeutet.

***Phrynobatrachus plicatus* (Günther, 1858).** — 1 Ex.: 34 (ZFMK 19440). Das große ♂ (33 mm Schnauze–Anus) stimmt in der Kehlpigmentierung und -fältelung und im Habitus mit Abbildungen bei Schiøtz (1963: fig. 11, pl. III) überein. Durch seine Größe und den einfarbig braunen Rücken unterscheidet es sich von der Unterart *auritus* Boulenger, 1900, und wäre daher zur westafrikanischen Nominatform zu stellen, wogegen die von Eisentraut (1963: 273) genannten Exemplare von *plicatus* aus Malende (ZFMK 1932 und 15425) *auritus* zuzurechnen wären (vgl. Perret 1966: 357). Amiet (1978 b) hält jedoch *plicatus* und *auritus* für Synonyme, während Lamotte (1967) *aelleni* mit *plicatus* synonymisiert.

***Phrynobatrachus natalensis* (Smith, 1849)/*P. francisci* (Boulenger, 1912).** 13 Ex.: 13 (ZFMK 19660–662), 16 (ZFMK 19682–683), 22 (ZFMK 19663), 25 (ZFMK 34080–083), 26 (ZFMK 34094–096). Die haftscheibenlosen Fröschchen wurden nachts an Fluß- und Bachufern in der Savanne gesammelt. Es handelt sich ausschließlich um subadulte Exemplare[2]), weshalb die Unterscheidung von dem verwandten, kleineren *P. francisci* nicht möglich ist. Jedoch soll dieser nach Lamotte und Xavier (1966) tagaktiv sein. Andere Autoren (z. B. Perret 1966: 363) halten *P. francisci* für juvenile *P. natalensis.*

***Phrynobatrachus* sp.** — 8 Ex.: 23 (ZFMK 19684–691). Die am Tage im Falllaub eines schluchtwaldartigen Lianendickichts am Rande eines schnellfließenden Baches auf dem Adamaoua-Plateau gefangenen Frösche konnten nicht bestimmt werden. Amiet (1978 a) erwähnt aus dem Savannengebiet Zentralkameruns noch zwei unbeschriebene *Phrynobatrachus*-Arten. Die Tiere sind subadult, doch weist das größte (21 mm) eine dunkel pigmentierte

---

[2]) Da die adulten *Phrynobatrachus* sehr kurzlebig sind (2 bis 6 Monate) und die Reproduktion in der Savanne auf die Regenzeiten beschränkt ist (vgl. Barbault & Pilorge 1980, Barbault & Trefaut Rodrigez 1978, 1979 b), waren im Dezember und Januar auch keine Adulti zu erwarten.

Gularregion auf. Die Dorsalseite ist einfarbig hellbraun mit zwei dunklen, langgestreckten Flecken in der Schulterregion, einem dunklen Band von der Schnauzenspitze zum Vorderbeinansatz und einem Querband zwischen den Augen. Die Art hat gut entwickelte Schwimmhäute und haftscheibenförmige Verbreiterungen an den Zehenspitzen.

***Dimorphognathus africanus* (Hallowell, 1857).** — 3 Ex.: 39 (ZFMK 19692–694). Die Bestimmung erfolgte habituell nach Perret (1966). Die Tiere fanden sich in einem trockenen Bachlauf am Boden.

***Arthroleptis poecilonotus* Peters, 1863/ *A. variabilis* Matschie, 1893.** — 30 Ex.: 22 (ZFMK 19739, 743, 745–753), 23 (ZFMK 19754–756), 29 (ZFMK 19757–763), 33 (ZFMK 19764), 39 (ZFMK 19765–772). Die beiden Arten sind als Jungtiere nicht voneinander unterscheidbar (Mertens 1939). Als typischer r-Stratege hat *A. poecilonotus* zwei kurzlebige Generationen im Jahr (Barbault & Trefaut-Rodrigez 1979a). Unsere im Dezember erfolgten Aufsammlungen erbrachten nur Jungtiere aus der Herbstgeneration. Die Fundorte liegen zwischen 600 und 1000 m in Galeriewäldern des Adamaoua-Plateaus und Regenwäldern der südkameruner Bergmassive.

***Arthroleptis* sp.** — 1 Ex.: 22 (ZFMK 19744). Jungtier, möglicherweise zum vorgenannten Artenkomplex gehörig, doch gescheckt.

***Conraua goliath* (Boulenger, 1906).** — 1 Ex.: 43 (ZFMK 19428); 29 (Sichtung). Das juvenile Exemplar wurde von F. Mbaké am bekanntesten Fundort dieses Riesenfrosches gefangen. In den Stromschnellen des mit Galeriewald bestandenen Nebenflusses des Mbam bei Magba konnten nachts mehrere Exemplare beobachtet werden. Aufgrund der enormen Größe (sicher mehr als 20 cm) ist keine Verwechslung möglich. Die Frösche saßen, halb untergetaucht, auf überströmten Steinen, oft mitten in der strärksten Strömung. Wenn man sie mit der Lampe blendete, konnte man bis etwa drei Meter an sie herankommen, dann tauchten sie lautlos weg. Der Fang mißlang leider. Die Lokalität liegt etwa 100 km nördlich aller bekannten Fundorte des Goliathfrosches (vgl. Perret 1957).

***Astylosternus diadematus* Werner, 1898.** — 7 Larven: 39 (ZFMK 19429–435). Vom Wasserfall oberhalb Bueas, von dem auch unsere Larven stammen, wurde diese Art bereits von Mertens (1938) gemeldet.

***Nyctibates corrugatus* Boulenger, 1904.** — 1 Ex.: 34 (ZFMK 19445). Perret (1966: 378) rechnet diese Art zur Gattung *Astylosternus,* während Amiet (1973b) die Gattung *Nyctibates* revalidiert. Das von H. Zimmermann am Jile-Fluß im Montanwald gesammelte Exemplar ist ein ♀, welches in der Färbung sehr gut mit dem bei Amiet (l. c.: 144, Pl. 1) dargestellten ♂ übereinstimmt.

***Trichobatrachus robustus* Boulenger, 1900.** — 1 Larve: 36 (ZFMK 25910).

Rhacophoridae

***Leptopelis calcaratus* (Boulenger, 1906).** — 2 Ex.: 33 (ZFMK 19801–802). Ein Pärchen, gefangen in einem Teich in der Nähe eines Dorfes am Fuße des Mt. Kupe (Umgebung Plantagen). Lebendfärbung: uniform grau, auf jeder Seite vier dunkle Lateralflecken.

***Leptopelis aubryi* (A. Duméril, 1856).** — 1 ♀: 35 (ZFMK 19803). Nachts am Boden in einer Ölpalmenpflanzung, direkt am Meeresstrand. Lebendfärbung: hellbraun mit dunklem Occipitaldreieck.

***Leptopelis millsoni* (Boulenger, 1894).** — 1 ♀: 36 (ZFMK 19804). Nachts im Wasser eines schlammigen Flüßchens (Umgebung Sekundärwald). Lebendfärbung: Charakteristisch, wie bei Perret (1966: 425) beschrieben und abgebildet; auch der Schreckreflex konnte beobachtet werden.

***Leptopelis notatus* (Buchholz & Peters, 1875).** — 1 ♂: 36 (ZFMK 19437); 25 (Photobeleg). Das semiadulte ♂, das von H. Zimmermann an einem Stausee gefunden wurde, läßt sich anhand der Ausbildung der Schwimmhäute nach Perret (1958,1966), als *L. notatus* bestimmen. Die Färbung in Alkohol ist hellgrau mit undeutlicher dunkler Marmorierung und einigen schwarzen Lateralflecken (Bauch weiß). An einem Bach westlich Banyo wurde die Art abends im Geäst eines Galeriewaldes rufend angetroffen. Die Lebendfärbung war hellbraun mit schwarzer, sehr feiner Marmorierung. Beide Fundorte liegen am äußersten westlichen bzw. nördlichen Rand des Verbreitungsgebietes.

***Afrixalus dorsalis* (Peters, 1875).** — 2 Ex.: 40 (ZFMK 18878–879). Beide Exemplare entsprechen in Färbung und Zeichnung der bei Schiøtz (1967: fig. 86 a) dargestellten „normalen Phase".

***Hyperolius riggenbachi* (Nieden, 1910).** — 17 Ex.: 28 (ZFMK 19805–818), 31 (ZFMK 18101–102), 25 (ZFMK 34079). Die beiden spektakulären Riedfrösche der westkameruner Savanne, *H. riggenbachi* und *H. hieroglyphicus* Ahl, 1931, wurden durch Amiet (1973 b) als Unterarten einer Art erkannt, wobei *riggenbachi* trotz seines winzigen Verbreitungsareals aufgrund des Prioritätsgesetzes namengebend sein muß. Die Exemplare vom Mayo Darlé gehören dieser Nominatform an. Sie wurden in dem mit Galeriewald bestandenen Bach abends in voller Paarungsaktivität angetroffen (Anfang Dezember). Dabei waren die ♂ in der Mehrzahl (11 : 3). Alle ♂ sind kryptisch hellgrün gefärbt mit je einem gelben Längsstreif vom Auge zum Hinterbeinansatz, während die ♀ die typischen, schwarzgerahmten gelben Vermikulationen auf karminrotem Grund zeigen. An einem ähnlichen Bach westlich Banyo fanden wir Ende Januar ein semiadultes ♂, dessen Schallblase noch nicht voll entwickelt war. Das Pärchen aus Bafout hat die typische ♀-Färbung von *H. r. hieroglyphicus* (ohne karminrote Zeichnungselemente). Das ♂ trägt das gleiche Farbkleid wie das ♀, was bisher anscheinend erst einmal beobachtet worden ist (Amiet in litt. an Böhme, 30. 10. 76) (vgl. Abb. 2).

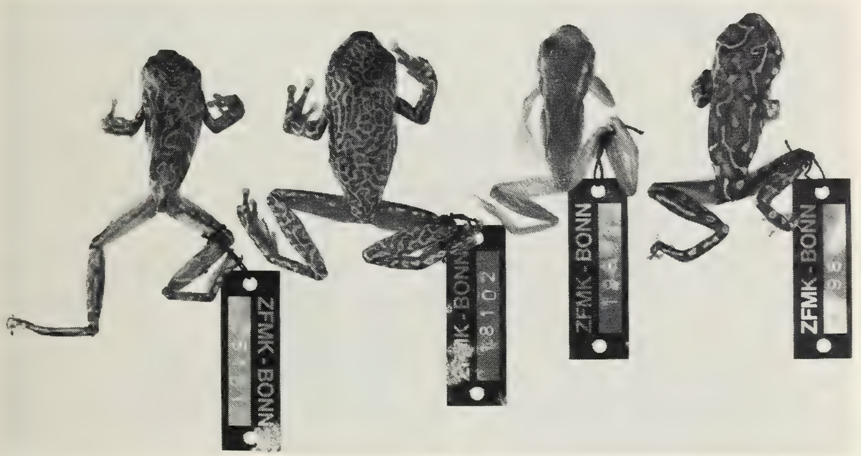


Abb. 2: *Hyperolius riggenbachi.* Zwei Pärchen, links *H. r. hieroglyphicus* aus Bafout, rechts *H. r. riggenbachi* vom Mayo Darlé, das ♂ jeweils links. Aufnahme Museum Koenig (E. Schmitz).

***Hyperolius* cf. *concolor* (Hallowell, 1844).** — 9 Ex.: 40 (ZFMK 18880–888). Die Serie besteht aus 8 Kaulquappen bzw. frisch verwandelten Jungtieren und einem adulten ♀, welches sich keiner der drei von Schiøtz (1967) beschriebenen Färbungsphasen eindeutig zuordnen läßt (in Alkohol verwaschenes Rehbraun mit undeutlichen hellen Dorsolateralstreifen). Die Zuordnung zu *H. concolor* erfolgte nach dem Habitus (stark vorspringende Schnauze).

***Hyperolius balfouri* (Werner, 1907).** — 5 Ex.: 40 (ZFMK 18889–890), 41 (ZFMK 19819–821). Die fünf ♂ stimmen mit der Beschreibung ostafrikanischer *H. balfouri* überein (Schiøtz 1975: 13ff, Fig 112). Schiøtz stellt den Kameruner *H. viridistriatus* Monard, 1951, welcher aber nach Perret (1966) eine Savannenform ist, als Unterart zu *H. balfouri.* Die für *H. viridistriatus* typische Vertebrallinie fehlt unseren Exemplaren, die demnach zur Nominatform zu stellen wären. Die Rückenfärbung (in Alkohol) ist hell-gelblichbraun mit dunkelbraunem Canthalstreif, hellgerandetem braunem Dorsolateralstreif, der in Flecken aufgelöst sein kann, und unregelmäßigen dunkel-

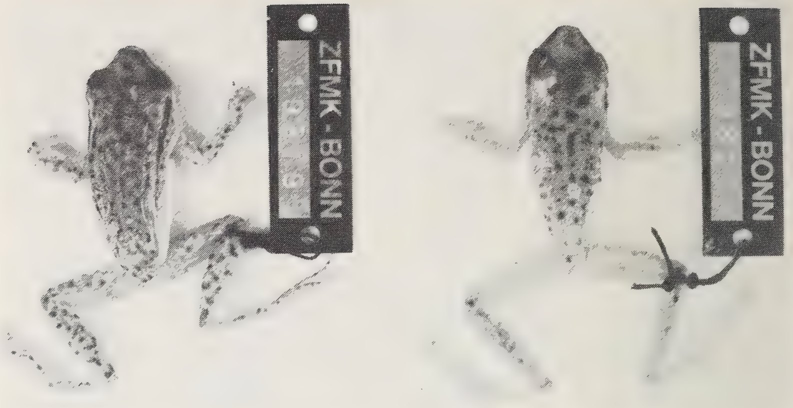


Abb. 3: Zwei ♂ von *Hyperolius balfouri,* gesammelt zwischen Douala und Tiko. Aufnahme Museum Koenig (H. Unte).

braunen Tupfern (Abb. 3). Die Ventralseite ist weißlich-gelb. Es scheint sich um den Erstnachweis der Nominatform für Kamerun zu handeln. Größe: 28–35 mm.

***Hyperolius* cf. *guttulatus* Günther, 1858.** — 2 Ex.: 36 (ZFMK 19438–439). Die beiden großen Riedfrösche (♂ 33, ♀ 35 mm) werden hier unter Vorbehalt zu *guttulatus* gestellt. Das ♂ besitzt eine sehr große, mit kleinen schwarzen Warzen besetzte Kehlfalte, wie bei Schiøtz (1967: Fig. 132) abgebildet. Auch die Proportionen des sehr breiten, flachen und stumpfen Kopfes stimmen mit *H. guttulatus* überein. Färbung in Alkohol (Abb. 4): ♂ einfarbig gelblich-braun mit dunklem Canthalstreif und ganz schwach angedeutetem dunklem Dorsolateralstreif, Bauch weißlich („Phase J-1" bei Schiøtz 1967); ♀ olivbraun mit Canthalstreif und großen schwarzen Flecken

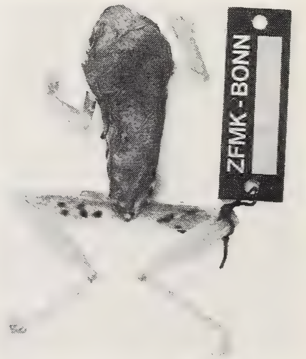


Abb. 4: ♀ von *Hyperolius* cf. *guttulatus* aus Kumba. Aufnahme Museum Koenig (H. Unte).

an den Körperseiten, Bauch weiß mit vereinzelten schwarzen Flecken. Das ♂ hat eine sehr große Kehlfalte. Insbesondere die lateralen schwarzen Flecken des ♀ lassen sich mit keiner der von Schiøtz beschriebenen Zeichnungsphasen in Einklang bringen. Eine weitergehende Interpretation kann hier, da nur ein ♀ vorliegt, nicht erfolgen.

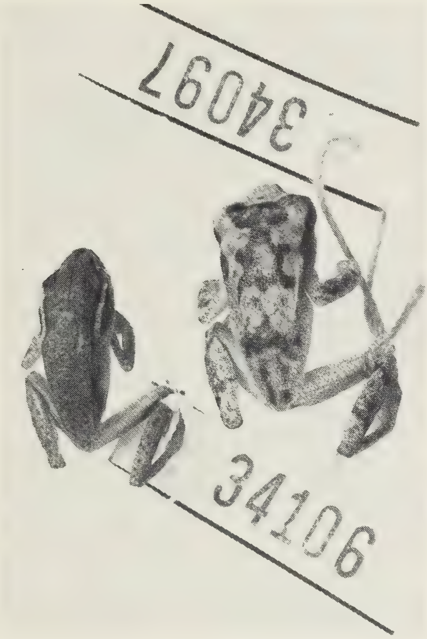


Abb. 5: *Hyperolius kuligae* von Malarba. Links subadultes Tier (14 mm) der „pleurotaenia"-Morphe, rechts ♂ (16 mm) mit „hourglass-pattern". Aufnahme Museum Koenig (E. Schmitz).

Hyperolius kuligae **Mertens, 1938.** — 15 Ex.: 26 (ZFMK 34097–111). Die in einem sumpfigen, von einem Bach durchströmten Gelände nachts von Gräsern gesammelten Fröschchen gehören schon aufgrund ihrer Kleinheit zum Artenkomplex *H. kuligae/H. adametzi.* Zwar besteht der größte Teil der Serie aus subadulten Exemplaren, doch hat das größte ♂ bei einer Kopf-Rumpf-Länge von 16 mm bereits eine deutliche Kehlfalte. 10 der Tiere (darunter einige ♀ bis 20 mm) gehören der „pleurotaenia"-Form an („Phase F" sensu Schiøtz 1967, „Morphe BL" sensu Amiet 1978c). Sie waren im Leben (bei Tageslicht) goldbronzefarben mit kleinen schwarzen Punkten und einem elfenbeinfarbenen, dunkelgerahmten Dorsolateralband. Die übrigen fünf waren silbrig-beigefarben mit braungrauem „hourglass"-Muster (Phase J, Morphe MD sensu l. c.) Bei letzterem sind die Cephal-, Scapular- und Mediodorsalflecken verschmolzen, in einem Fall auch der Lumbalfleck; der

Subanalfleck ist stets frei (Abb. 5). Da die caudale Fortsetzung des Canthalstreifens bis in die Mitte der Flanken reicht und die Schenkel dunkel gebändert sind, muß es sich nach Amiet (1978 c) um *kuligae* handeln, zumal die für *adametzi* typischen Pectoraldrüsen nicht nachweisbar sind und die ♀ keine orangefarbenen Schenkelinnenseiten hatten. Allerdings bezeichnet Amiet in seiner verdienstvollen Arbeit *kuligae* als Regenwaldart und *adametzi* als Bewohner Adamaouas. Weiterhin soll die „Morphe BL" bei *kuligae* nur selten vorkommen. Eine Überprüfung des im Senckenbergmuseum aufbewahrten Typusmaterials ergab eine vollständige Übereinstimmung zwischen dem Holotypus und dem größten ♂ unsere Serie. Einer der Paratypen zeigt die „Morphe BL" in der gleichen Ausprägung wie unser Material.

Testudinidae

***Kinixys belliana* Gray, 1831.** — 18 (Photobeleg). Die Scharnierschildkröte war lebend im Besitz von A. Renz.

Gekkonidae

***Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818).** — 2 Ex.: 39 (ZFMK 19868), 42 (ZFMK 19867). Die beiden Exemplare dieses weitverbreiteten kommensalen Geckos wurden nachts an Hauswänden gefangen. Sie zeigen die typischen V-förmigen Zeichnungselemente auf dem Rücken.

***Hemidactylus fasciatus* Gray, 1842.** — 1 Ex.: 33 (ZFMK 19221). Der Gecko wurde bei Nacht an einer Hauswand in einem Dorf am Südrand des Mt. Koupe gefangen.

***Hemidactylus brooki* Gray, 1845.** — 11 Ex.: 1 (ZFMK 33909–910), 4 (ZFMK 33911–912), 7 (ZFMK 19867), 11 (ZFMK 33913), 13 (ZFMK 19877), 17 (ZFMK 19878), 19 (ZFMK 33914), 22 (ZFMK 33915–916). Im gesamten Nordkamerun ist diese anpassungsfähige Art der häufigste Gecko. Stärker zum Bodenleben fähig als *Tarentola annularis* und *Ptyodactylus hasselquisti,* läßt er sich auch durch diese größeren Arten nicht verdrängen und lebt in den marginalen Bereichen der von diesen bewohnten Felsen genauso wie an menschlichen Bauwerken. Ein frischgeschlüpftes Jungtier wurde Mitte Januar am Nordabhang der Adamaoua-Schwelle gefunden.

***Ptyodactylus hasselquisti* (Bonndorf, 1798).** — 9 Ex.: 4 (ZFMK 33886–888), 9 (ZFMK 33889–893), 11 (ZFMK 33894). Der Fächerfingergecko ist in Kamerun nur aus den Mandara-Bergen und von Maroua (Perret 1963) bekannt. Er lebt sympatrisch und syntop mit *Tarentola annularis* an Felsen. Weiter östlich scheint die Art auf dieser geographischen Breite zu fehlen und tritt erst im Sudan wieder auf.

***Tarentola annularis* (Geoffroy, 1809).** — 26 Ex.: 1 (ZFMK 19985–991, 33827–833 u. 2 Ex. o. Nr.), 4 (ZFMK 33834), 9 (ZFMK 33835), 11 (ZFMK 33836), 13 (ZFMK 19992). Der Ringgecko scheint ein geschlossenes Areal vom Roten Meer bis zu den Mandarabergen in Nordwestkamerun zu bewohnen, doch fehlt er im westlich anschließenden Nigeria (vgl. Dunger 1969). Weiter westlich gibt es noch einige isolierte Vorkommen (vgl. Karte bei Joger 1980: 143). In den Mandarabergen, wo er mit *Ptyodactylus hasselquisti* zusammen vorkommt, ist die Populationsstärke des Ringgeckos deutlich geringer als bei Waza, wo er der einzige felskletternde Gecko ist. Ein Hinweis auf interspezifische Konkurrenz? Während im November 1976 nur halbwüchsige und adulte Ringgeckos gefunden wurden, waren im Januar 1981 wenige Wochen alte Jungtiere häufig. Der Schlupf muß also im Dezember erfolgt sein.

Chamaeleonidae

***Chamaeleo africanus* Laurenti, 1768.** — 3 Ex.: 3 (ZFMK 20036), 9 (ZFMK 29763), 14 (ZFMK 20037). Diese nördlichste Chamäleonart wurde stets beim Überqueren von Straßen angetroffen (Ende November, vgl. auch Joger 1981). Beim zweiten Kamerunaufenthalt (Januar) wurde kein Basiliskenchamäleon gesehen.

***Chamaeleo senegalensis* Daudin, 1802.** — 2 Ex.: 4 (ZFMK 33640), 18 (ZFMK 29764). Das Exemplar aus den Mandara-Bergen fanden wir beim Überqueren der Piste, als es vor einem Buschbrand flüchtete.

***Chamaeleo cristatus* Stutchbury, 1837.** — 2 Ex.: 36 (ZFMK 18683–684).

***Chamaeleo wiedersheimi* Nieden, 1910.** — 6 Ex.: 31 (ZFMK 18105–110).

***Chamaeleo montium* Buchholz, 1874.** — 3 Ex.: 33 (ZFMK 20039), 39 (ZFMK 20040-041). Die Exemplare stammen aus den oberen Plantagengürteln der Berge Mt. Koupe und Mt. Cameroun.

Agamidae

***Agama agama* (Linné, 1758).** — 10 Ex.: 4 (ZFMK 33797–798), 12 (ZFMK 20103–106), 13 (ZFMK 20107), 16 (ZFMK 20108–110). Die Siedleragame ist in ganz Kamerun, mit Ausnahme des äußersten Nordens, als kulturbegleitende Art zu finden. Obwohl die rotköpfige Form gewöhnlich erst im Regenwaldgebiet gefunden wird, hatte ein ♂ aus den Mandara-Bergen eine rote Kehle und ein rotes Schwanzdrittel. Ein ♀ aus Bidzar würgte einen ca. 10 cm langen Skolopender aus.

***Agama sylvanus* Macdonald, 1981.** — 4 Ex.: 19 (ZFMK 33751–754). Unsere kleine Serie besteht aus zwei adulten ♂ (Abb. 6) und zwei Jungtieren. Durch die Schuppengröße und -zahl, die stahlblaue Färbung der ♂ ohne Farbband am Schwanz und die charakteristische Jugendzeichnung ist die Zugehörigkeit zu *A. sylvanus* sicher (vgl. Macdonald 1981). Auch die von Böhme (1975) erwähnten „*A. paragama*" aus Boki gehören zu dieser Form, während die vom selben Autor in Waza gesammelte Serie pholidotisch eine Zwischenstellung zwischen *A. paragama* und *A. sylvanus* einnimmt. Die Beziehungen zwischen *paragama* und *sylvanus* sowie die ökologischen Beobachtungen zu dieser und den folgenden Arten sollen das Thema eines gesonderten Aufsatzes werden (Joger, in Vorbereitung).

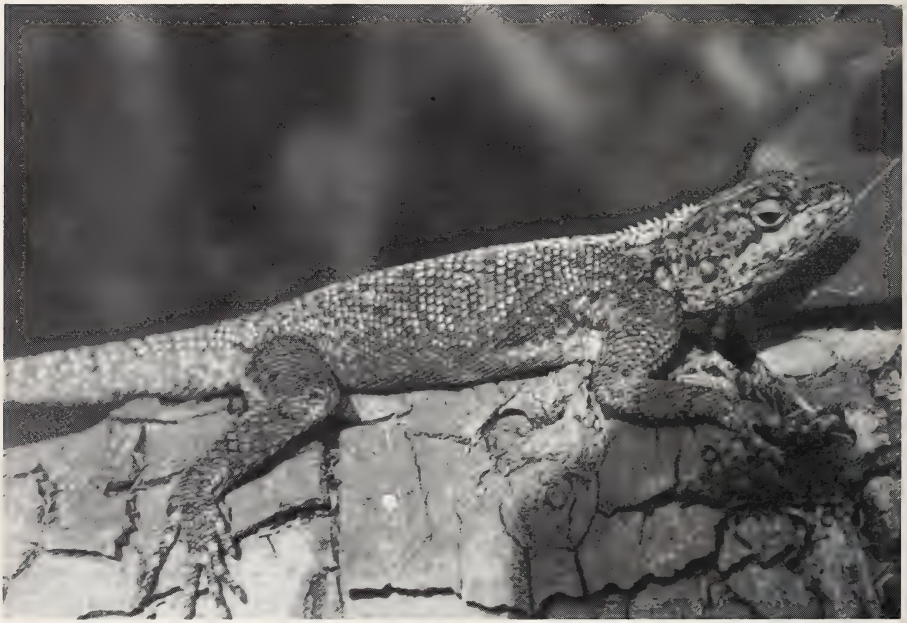


Abb. 6: *Agama sylvanus* ♂, lebend auf einem Baum am Ufer des Benue beim Campement „Grand Capitaine". Aufnahme U. Joger.

***Agama doriae benueensis* Monard, 1951.** — 12 Ex.: 2 (ZFMK 33738–745), 6 (ZFMK 33746), 7 (ZFMK 20086), 8 (ZFMK 20087–88). *A. benueensis,* von Moody & Böhme (1983) zu *A. doriae* Boulenger, 1887, gestellt, ist an dem schwarzen Kehlfleck der ♂ erkennbar.

***Agama gracilimembris* Chabanaud, 1918.** — 1 Ex.: 20 (ZFMK 33717). Diese solitäre, bodenbewohnende Zwergagame wurde von Böhme (1975) erstmals für Kamerun nachgewiesen. Unser Fund wurde im Parc National de la Bénoué, nicht weit vom Erstfundort, gemacht.

Scincidae

***Mabuya quinquetaeniata*-Komplex.** — 5 Ex.: 4 (ZFMK 34019), 9 (ZFMK 20172–173), 12 (ZFMK 20174), 14 (ZFMK 20175); 25 (Sichtung). *M. quinquetaeniata* wurde stets in hügeligem, meist felsigem Gelände angetroffen. Bemerkenswert weit südlich ist das westlich Banyo, am Südrand des Adamaoua-Plateaus beobachtete Vorkommen. Zur Problematik der komplexen Art vgl. Böhme (1975).

***Mabuya perroteti* (Duméril & Bibron, 1839).** — 1 Ex.: 15 (ZFMK 18685); 21 (Sichtung).

***Mabuya maculilabris* (Gray, 1845).** — 1 Ex: 42 (ZFMK 20181). Das ♂ wurde im Stadtpark von Douala gefangen.

***Panaspis togoensis* (Werner, 1902).** — 3 Ex.: 21 (ZFMK 33980), 22 ZFMK 20203–204). Der unauffällige Skink wurde an Bachrändern in Fallaub bzw. unter einem Stein gefunden. Er scheint teilweise dämmerungsaktiv zu sein.

***Mochlus fernandi* (Burton, 1836).** — 1 ♂: 31 (ZFMK 18111). Die Synonymisierung von *Mochlus* mit *Lygosoma* (Greer 1977) erscheint wenig plausibel.

Varanidae

***Varanus niloticus* (Linné, 1766).** — 1 juv. Ex.: 18 (ZFMK 29765).

***Varanus exanthematicus* (Bosc, 1792).** — 9 (Photobeleg). Der Steppenwaran wurde unter einem überhängenden Felsen aufgestöbert (Umgebung: montane Trockensavanne).

Boidae

***Python regius* (Shaw, 1802).** — 9, 18 (Sichtungen). Ein lebender Königspython befand sich bei A. Renz in Tchollíré in Gefangenschaft, ein konservierter im Museum von Mokolo.

***Python sebae* (Gmelin, 1789).** — 6 Ex.: 18 (ZFMK 29784–785), 31 (ZFMK 18124—127); 10 (Photobeleg). Der Felsenpython, dessen Bestände in küstennahen Regionen (z. B. Gambia: Brewer, mdl. Mitt.) aufgrund von Nachstellungen für die Souvenir- und Lederindustrie stark abgenommen haben, ist in Nordostkamerun noch eine häufige Schlange (Renz, mdl. Mitt.). A. Renz erhielt von Eingeborenen Häute bis fünf Meter Länge. Auch bei den Wildhütern (!) im Benue-Nationalpark kann man sie kaufen. In den südlichen Mandara-Bergen begegneten wir einem 2,5 m langen Exemplar, das sich auf der Straße sonnte.

Calabaria reinhardti **(Schlegel, 1848).** — 1 Ex.: 33 (ZFMK 20210). *Calabaria* wird neuerdings von Dowling & Duellman (1978) mit den asiatischen Gattungen *Xenopeltis* und *Loxocemus* in der Unterfamilie „Xenopeltinae" der Boiden vereinigt. Das Exemplar wurde in einer Plantage am Fuße des Mt. Kupe (1200 m Höhe) von Eingeborenen aufgefunden und getötet.

Colubridae

Boaedon fuliginosum**-Komplex.** — 2 Ex.: 18 (ZFMK 20221, 29774). Nach Thorpe & McCarthy (1978) läßt sich der *Boaedon fuliginosum*-Komplex westlich des Kameruner Gebirgsrückens in die beiden guten Arten *B. fuliginosum* und *B. lineatum* trennen, während im Osten zahlreiche phänotypische Übergänge zwischen beiden existrieren. (Ähnlich erscheinen die Verhältnisse bei der *Echis carinatus*-Gruppe.) Die beiden Schlangen können nicht eindeutig einer der beiden Arten zugeordnet werden. Eines von ihnen besitzt jedoch die für *B. lineatum* charakteristischen hellen Linien an den Kopfseiten.

Meizodon coronatus **(Schlegel, 1837).** — 3 Ex.: 18 (ZFMK 20225–227).

Prosymna meleagris **(Reinhardt, 1843).** — 1 Ex.: 15 (ZFMK 18687).

Philothamnus irregularis **(Leach, 1819).** — 4 Ex.: 18 (ZFMK 20228, 29770), 31 (ZFMK 18117–118). Die Tiere aus Bafout weisen weniger als 90 Subcaudalia auf (♀), die aus Tchollirė 118 und 125 — letzteres ein außerordentlich hoher Wert. Sie gleichen jedoch den übrigen in der Kopfform und -beschuppung (Präocularia nicht vom Frontale getrennt — vgl. Villiers 1963). Eines der Bafout-Tiere hat ein ungeteiltes Analschild.

Thrasops flavigularis **(Hallowell, 1852).** — 1 Ex.: 37 (ZFMK 20229). Überfahren auf der Straße liegend gefunden.

Coluber florulentus **Geoffroy, 1827.** — 1 Ex.: 15 (ZFMK 18686). Perret (1961) erwähnt in einer Fußnote erstmals eine Zornnatter („*Coluber algirus*") aus Nordkamerun. Das Exemplar wurde von Kramer & Schnurrenberger (1963) als *C. florulentus* bestimmt, wobei zu beachten ist, daß die beiden Autoren die Formen *algirus, hippocrepis* und *florulentus* als Unterarten der Species *florulentus* unterordnen. Bons (1963) faßt *algirus* und *hippocrepis* als conspezifisch auf und stellt ihnen *florulentus* gegenüber. Unser Exemplar, ein Jungtier, stimmt in der Zeichnung (Abb. 7) völlig mit einer juvenilen *C. florulentus* aus Ägypten (ZFMK 23153) überein. Wie für *C. florulentus* typisch, haben Supralabialia 5 und 6 Kontakt mit der Augenöffnung. Wie die erwähnte Zornnatter Perret's, hat auch unser Exemplar die ungewöhnlich hohe Zahl von 25 Schuppenreihen um die Körpermitte. Die nächsten bekannten Fundorte von *C. florulentus* liegen im Sudan und in Libyen.

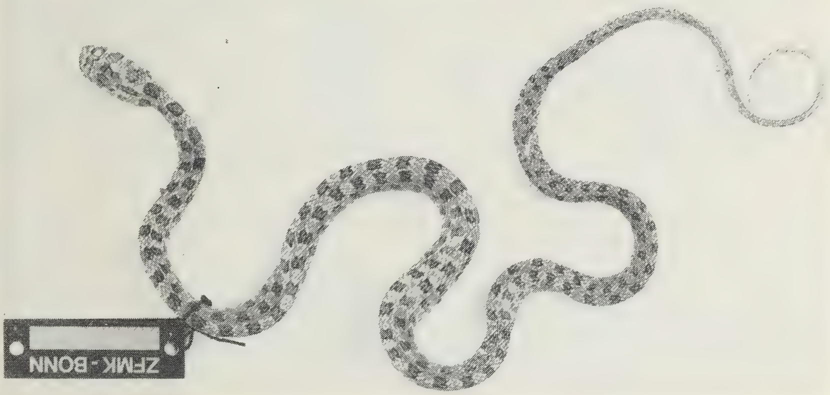


Abb. 7: *Coluber florulentus* aus Garoua. Aufnahme Museum Koenig (H. Unte).

***Scaphiophis albopunctatus* Peters, 1870.** — 2 Ex.: 18 (ZFMK 20216–217).

***Philodendros lineatus* Fitzinger, 1843.** — 1 Ex.: 18 (ZFMK 29766). Der Name *Philodendros* ist von Dowling & Duellman (1978) revalidiertes älteres Synonym für *Dromophis.* Die Art ist gekennzeichnet durch gelblichen Bauch, olivgrüne Rückengrundfarbe mit braunen und weißen Dorsolateralstreifen und einem kettenartig unterbrochenen Vertebralstreif. Sie ist daher leicht mit *Psammophis sibilans* zu verwechseln, wie bei Böhme (1975: 40) geschehen. Die dort geschilderte „ungewöhnliche" Verhaltensweise des Froschfressens einer *P. sibilans*-Population von Mokolo beruht auf einer Verwechslung mit *P. lineatus.* Für die „striped swamp snake" ist das ein ganz normales Verhalten (Fitz-Simons 1970: 134).

***Psammophis philippsi* (Hallowell, 1844).** — 3 Ex.: 18 (ZFMK 20233–234, 29769). Die drei juvenilen Sandrennnattern sind völlig einfarbig dunkelbraun und zeichnungslos (Abb. 8). Die Sublabialia sind fein dunkel gesprenkelt, worin sie mit einem Exemplar aus Südafrika (ZFMK 18629) übereinstimmen. Die von Böhme (1975) genannten *P. sibilans* aus Waza und aus Ba-

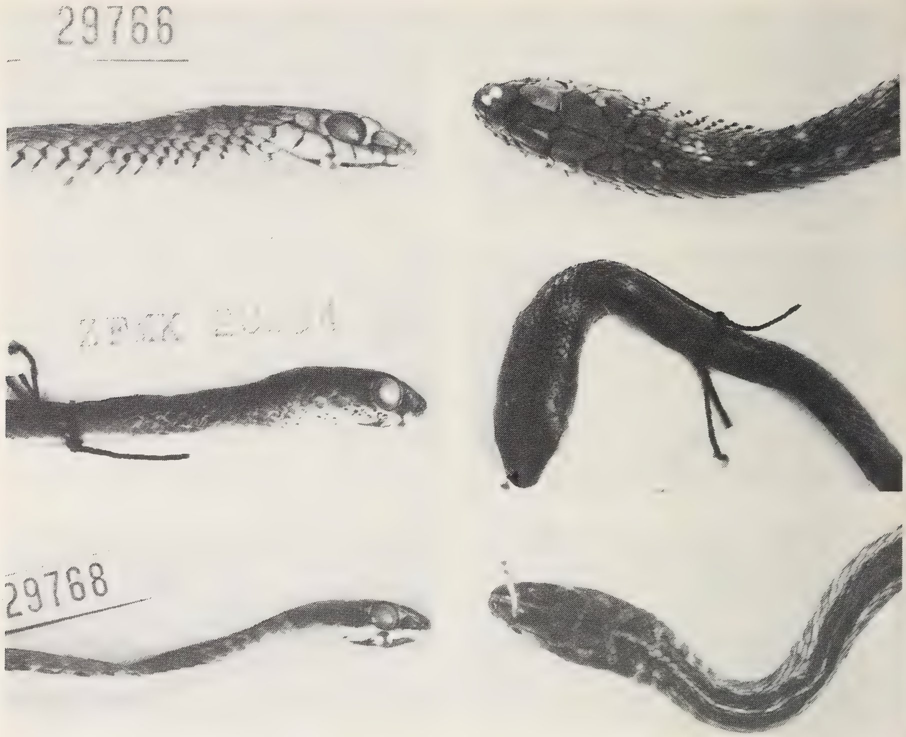


Abb. 8: Jungtiere von *Philodendros lineatus* (oben), *Psammophis phillipsi* (in der Mitte) und *Psammophis* cf. *rukwae* (unten). Links Seitenansicht, rechts Aufsicht. Alle drei Arten sympatrisch bei Tchollíré. Aufnahmen Museum Koenig (H. Unte).

fout sind ebenfalls zu *philippsi* zu rechnen. Ob echte *sibilans* überhaupt in Kamerun und in Westafrika vorkommen, erscheint nicht gesichert.

***Psammophis* cf. *rukwae* Broadley, 1966.** — 2 Ex.: 18 (ZFMK 29767–768). Zur Problematik dieser Form vgl. Böhme (1979) und Joger (1982). Fünf an die vorderen Sublingualia grenzende Sublabialia (von Broadley (1966) als diagnostisch angegeben) weist nur das größere der beiden Tiere auf, bei dem anderen sind es nur vier. In der Rückenzeichnung entsprechen die Tiere einem von Broadley überlassenen Paratypus (ZFMK 31803). Hierzu gehören auch die von Böhme (1975) als *P. subtaeniatus* bezeichneten Sandrennattern aus Mokolo.

***Rhamphiophis oxyrhynchus* (Reinhardt, 1843).** 2 Ex.: 18 (ZFMK 20211–212); 6 (gesichtet). Ein Exemplar befand sich im Museum Mokolo.

***Crotaphopeltis hotamboeia* (Laurenti, 1768).** — 2 Ex.: 18 (ZFMK 20218, 29771). Eine leichte Kielung der Rückenschuppen war Veranlassung, die beiden Schlangen zu *C. hotamboeia* zu stellen, obwohl eines von ihnen in Färbung und Schwanzlänge (46 Subcaudalia) eher *C. acarina* entspräche.

***Crotaphopeltis acarina* Roman, 1974.** — 5 Ex.: 18 (ZFMK 20119–120, 29772), 31 (ZFMK 18114–115). Die aus Obervolta beschriebene Art zeichnet sich durch ungekielte Schuppen, eine charakteristische Kopfzeichnung in der Jugend und hohe Subcaudalia-Werte aus. Das kleinste der drei Jungtiere aus Tchollire (20 cm) hat die hufeisenförmige weiße Kopfbinde (Abb. 9), den etwas größeren fehlt sie. Die Subcaudalia liegen mit 46–57 im Varationsbereich der Art. Kiele auf den Schuppen sind nicht zu erkennen. Zwei der Tiere haben 4, drei 3 Gularia. Die Färbung ist einfarbig dunkelbraun und entspricht damit der Beschreibung. Es handelt sich um den Erstnachweis der Art für Kamerun.

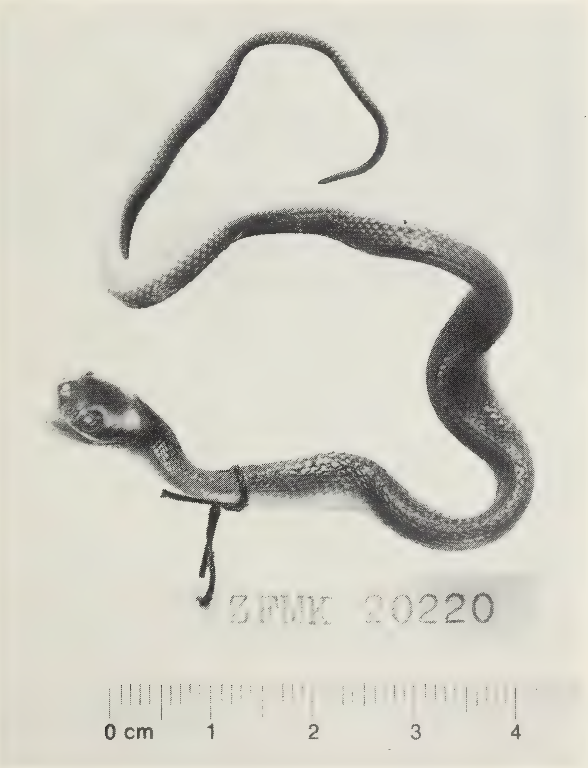


Abb. 9: Jungtier von *Crotaphopeltis acarina* von Tchollire. Aufnahme Museum Koenig (H. Schmitz).

***Polemon collaris* (Peters, 1881).** — 1 Ex.: 31 (ZFMK 18119). Das Tier ist der Unterart *brevior* zuzurechnen. Es wurde im Rahmen einer von A. Resetar geplanten Revision an das Chicago Natural History Museum ausgeliehen.

Telescopus variegatus **(Reinhardt, 1843).** — 2 Ex.: 7 (ZFMK 20230), 18 (ZFMK 29773). Beide Exemplare haben 19 Schuppenreihen (vgl. Roman 1976/77).

Dipsadoboa duchesnii **(Boulenger, 1901).** — 1 Ex.: 36 (ZFMK 19289).

Dasypeltis fasciata **Smith, 1849.** — 1 Ex.: 31 (ZFMK 18113).

Dasypeltis scabra **(Linné, 1758).** — 1 Ex.: 31 (ZFMK 18112); 6 (gesichtet). Ein Exemplar befindet sich im Museum Mokolo.

Elapidae

Naja melanoleuca **Hallowell, 1857.** — 4 Ex.: 31 (ZFMK 18120).

Naja haje **(Linné, 1762).** — 1 Ex. (nur Kopf): 18 (ZFMK 20248). Es handelt sich um den Zweitnachweis der sahelischen Art für Kamerun (Erstnachweis durch Roux-Estève 1962). Obwohl nur der ungewöhnlich dunkle Kopf erhalten ist, ist die Zugehörigkeit zu *N. haje* sicher, da das Auge durch Subocularia von den Supralabialia getrennt ist, die Giftzähne nicht zum „speienden Typ" gehören und das Rostrale abgeflacht ist.

Viperidae

Causus maculatus **(Hallowell, 1842).** — 12 Ex.: 18 (ZFMK 20239–247, 29775–777). Die Serie weicht vom üblichen Erscheinungsbild der Art durch gedrungenen Körperbau und eine stark aufgebogene Schnauze ab, zeigt aber keine Besonderheiten in der Pholidose.

Causus lichtensteini **(Jan, 1859).** — 1 Ex.: 39 (ZFMK 18877).

Bitis arietans **(Merrem, 1820).** — 1 Ex.: 23 (o. Nr., nur Haut konserviert). Die Puffotter wurde bei Minim auf der Straße überfahren gefunden.

Echis ocellatus **Stemmler, 1970.** — 11 Ex.: 18 (ZFMK 20249–251, 29778–783); 9 (gesichtet). Alle Exemplare weisen die typische Fleckung der Ventralia auf (vgl. Stemmler 1970). Neben dem verhältnismäßig harmlosen *Causus maculatus* ist *Echis ocellatus* in Nordkamerun die häufigste Giftschlange. Auch im Museum von Mokolo war sie ausgestellt.

Tiergeographische Anmerkungen

Zwei Aspekte eines Problemkreises sollen an dieser Stelle kurz angeschnitten werden, da einige unserer Befunde diskussionswürdige Hinweise zur Dynamik von Faunengrenzen liefern:
a) die Südgrenze der sogenannten „Sahelfauna" und
b) die Nordgrenze der Verbreitung von Faunenelementen des tropischen Regenwaldes.

Zu a): Es mehren sich in jüngerer Zeit Nachweise saharo-sahelischer Reptilien in Nordkamerun: *Naja haje* (Roux-Estève 1962), *Coluber florulentus* (Kramer & Schnurrenberger 1963), *Ptyodactylus hasselquisti* (Perret 1963, Böhme 1975), *Latastia longicaudata* (Böhme 1975). Die drei letzteren Arten waren aus Waza, Maroua und Mokolo, also aus der vegetationsgeographischen Sahel-Savanne (Keay & Aubréville 1959) genannt worden, die Kobra aus Garoua in der nördlichen Sudan-Savanne. Unsere Aufsammlungen erbrachten die drei 1963 erstmalig genannten Arten nun von Fundorten, die 100 bis 200 km weiter südlich liegen, nämlich aus der Umgebung von Garoua bzw. von Tchollirė für *Naja haje.* Da diese Reptilienarten durchaus auffällig sind und an beiden Orten bereits früher gesammelt wurde (Garoua besitzt schon längere Zeit eine Wildhüterschule mit dort arbeitenden Zoologen), besteht eine gewisse Wahrscheinlichkeit für die Hypothese, daß sie früher nicht etwa übersehen wurden, sondern Invasoren aus den letzten Jahren sind, die in der Folge der Saheldürre ihr Areal nach Süden ausdehnen konnten. Ob sie vor den sechziger Jahren nicht in Kamerun vorkamen, kann heute nicht mehr rekonstruiert werden. Ihre augenblickliche südliche Verbreitungsgrenze scheint etwa am Benue und seinem Zufluß Mayo Rei zu verlaufen (Abb. 10). Auch die kürzlich beschriebene Sahel-Kröte *Bufo xeros* [= *B. wazae*] geht bis Garoua nach Süden (Tandy et al. 1976, Hulselmans 1977 und eigenes Material).Weitere Nachweise von Sahel-Arten sind zu erwarten, z. B. die Agame *Agama boueti* (vgl. Joger 1979) und die Viper *Echis leucogaster* (vgl. Roman 1972, 1975). Durchaus ähnlich liegen die Verhältnisse im benachbarten Nigeria, wo eine Reihe von saharischen Arten, wie *Acanthodactylus boskianus* (Dunger 1967), *Stenodactylus sthenodactylus* (Dunger 1968) und *Scincopus fasciatus* (Dunger 1973) bekannt wurden, sowie im Senegal (Böhme 1979).

Zu b): Daß die Froschfauna des Regenwaldes auch in Kamerun aufgrund der Waldzerstörung zurückweicht, ist schon seit der erstaunlich „modern" anmutenden Arbeit Sandersons (1936) bekannt. Es mutet daher unwahrscheinlich an, wenn nun in der vorliegenden Arbeit in der Guineasavanne zwischen Magba und Tibati Regenwaldarten wie *Hyperolius kuligae*, *Leptopelis notatus*, *Xenopus tropicalis*, *Hylarana albolabris* und *Conraua goliath* nachgewiesen werden (im Falle des Goliathfrosches eine Arealerweiterung um etwa 100 km nach Norden). Die Erklärung dafür ist einfach, daß in diesem Raum bisher kaum gesammelt wurde: Unter den 77 Fundorten Perrets (1966) in seiner großen Monographie über die Amphibien Kameruns findet sich kein einziger im Raum zwischen 5 und $7^1/_2$° N und 11 und 14° E. Dieses Gebiet am Südrand des Adamaoua-Plateaus ist verkehrstechnisch nur schwer zugängig. Unsere Fundstellen liegen sämtlich an Fließgewässern mit Galeriewald. Die Regenwaldarten treten dort gemischt mit Savannenformen wie *Hyperolius riggenbachi* und *Bufo regularis* auf. Aufgrund der Verzahnung von Wald und Savanne („forest-savanna-mosaic") kommt es z. B.

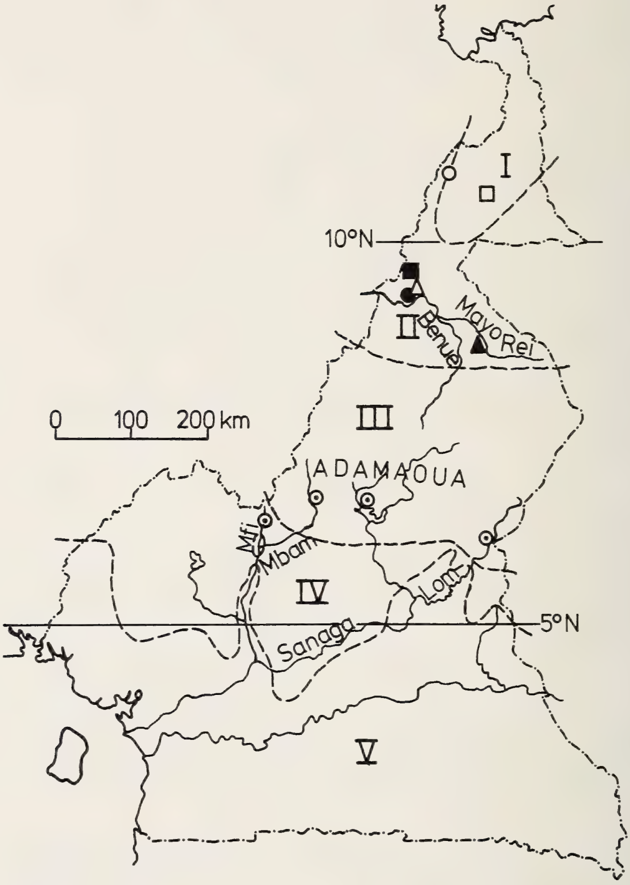


Abb. 10: Karte Kameruns mit Vegetationszonierung (nach Keay & Aubréville 1959). — I Sahel-Savanne (wooded steppe), II Sudan-Savanne (dry savanna), III Guinea-Savanne (northern + moist savanna), IV „forest-savanna-mosaic", V tropischer Regenwald. Eingezeichnet sind die südlichsten Fundorte von *Ptyodactylus hasselquisti* 1963 (□) und 1981 (■), *Coluber florulentus* 1963 (○) und 1977 (●) und *Naja haje* 1963 (△) und 1977 (▲), ferner die nördlichsten Fundorte von Anuren des Regenwaldes 1976/1981 (⊙).

vor, daß am Fundort 25 (östlich Banyo) an einem felsigen Berghang 50 m vom Vorkommen von *Leptopelis notatus* der für die nördlichen Savannenzonen charakteristische Skink *Mabuya quinquetaeniata* lebt. Die genannten Punkte sprechen für die Hypothese, daß es sich bei den nördlichen Funden von Regenwaldarten um Reliktpopulationen aus der noch nicht lange zurückliegenden Zeit einer größeren Norderstreckung der Regenwälder handelt. Die absolute Grenze der Verbreitung von Regenwaldfröschen dürfte in Kamerun derzeit bei etwa 6°30' N verlaufen (vgl. Abb. 10). Interessant ist, daß die Entfernung zwischen den südlichsten Vertretern der sahelischen Herpetofauna und den nördlichstenRegenwaldarten nur knapp 300 km beträgt. Das Adamaoua-Hochland wirkt hier wie ein schützender Riegel vor der „Versteppung".

Zusammenfassung

1. Eine herpetologische Sammlung von etwa 100 Arten (je zur Hälfte Amphibien und Reptilien) aus Nord-, Zentral- und Südwestkamerun wird vorgestellt und kommentiert. Ökologische Beobachtungen werden mitgeteilt.

2. Erstnachweise für Kamerun sind *Agama sylvanus* (Abb. 6), *Crotaphopeltis acarina* (Abb. 9) und *Hyperolius b. balfouri* (Abb. 3); *Agama gracilimembris, Coluber florulentus* und *Naja haje* werden hiermit das zweite Mal aus Kamerun gemeldet.

3. Arealerweiterungen nach Süden können innerhalb Kameruns bei den sahelischen Reptilien *Ptyodactylus hasselquisti* (30 km N Garoua), *Coluber florulentus* (Garoua) und *Naja haje* (Tcholliré) festgestellt werden. Diese Befunde werden im Zusammenhang mit dem Desertifikationsproblem diskutiert (Abb. 10).

4. Am Südrand des Adamaoua-Plateaus, nördlich ihrer bekannten Areale, nachgewiesene Anurenarten des tropischen Regenwaldes werden als Reliktpopulationen gedeutet: *Xenopus tropicalis, Hylarana albolabris* und *Conraua goliath* (Magba), *Hyperolius kuligae* (Malarba), *Leptopelis notatus* (östl. Banyo).

5. Sympatrienachweise werden erbracht für die nahverwandten Arten *Bufo xeros/B. regularis* (Garoua), *Bufo maculatus/B. regularis* (östl. Banyo), *Crotaphopeltis acarina/C. hotamboeia* (Tchollir̂é), *Psammophis philippsi/P.* cf. *rukwae* (Tchollir̂é) (Abb. 8).

6. Keiner Art zuzuordnen sind je eine Population von *Petropedetes* und von *Phrynobatrachus,* beide vom Adamaoua-Plateau.

7. Einige problematische Artenkomplexe, deren Status unsicher erscheint, regen zu weiteren Forschungen an: *Phrynobatrachus natalensis/P. francisci, Hyperolius adametzi/H. kuligae, H. balfouri/H. viridistriatus, H. guttulatus/H.* cf. *guttulatus* (Abb. 4), *Agama sylvanus/A. paragama, Psammophis sibilans/P. philippsi/P.* cf. *rukwae, Boaedon lineatum/B. fuliginosum.*

Summary

1) A herpetological collection from northern, central and southwestern Cameroon, consisting of about 100 species (of which amphibians and reptiles comprise one half each) is presented and commented. Ecological observations are noted.

2) *Agama sylvanus* (fig. 6), *Crotaphopeltis acarina* (fig. 9), and *Hyperolius b. balfouri* (fig. 3), are new to Cameroon. *Agama gracilimembris, Coluber florulentus* and *Naja haje* are recorded for the second time.

3) Within Cameroonese territory, the distribution areas of the sahelian reptiles, *Ptyodactylus hasselquisti, Coluber florulentus* and *Naja haje,* are considerably extended to the south (fig. 10). This is discussed in connection with the desertification problem.

4) At the southern edge of the Adamawa plateau, rain forest anurans — *Xenopus tropicalis, Hylarana albolabris* and *Conraua goliath (Mfi), Hyperolius kuligae* (Malarba), *Leptopelis notatus* (east of Banyo) — were found north of their known distributional ranges (fig. 10). They are interpreted as relict populations from a formerly more extended rain forest, which have persisted in the protective shadow of the Adamawa massif.

5) Records of sympatry for some closely related species are noteworthy: *Bufo xeros/B. regularis* (Garoua), *Bufo maculatus/B. regularis* (east of Banyo), *Crotaphopeltis acarina/C. hotamboeia* (Tchollíré), *Psammophis philippsi/P.* cf. *rukwae* (fig. 8) (Tchollíré).

6) One population each of the genera *Petropedetes* and *Phrynobatrachus,* both from the Adamawa plateau, could not be determined.

7) Further investigations are required for the following problematical, complex groups of uncertain specific status: *Phrynobatrachus natalensis/P. francisci, Hyperolius adametzi/H. kuligae, H. balfouri/H. viridistriatus; H. guttulatus/H.* cf. *guttulatus* (fig. 4), *Agama sylvanus/A. paragama, Psammophis sibilans/P. phillipsi/P. rukwae, Boaedon lineatum/B. fuliginosum.*

Résumé

1) Une collection herpétologique, provenant du nord, du centre et du sud-ouest du Cameroun et comprenant environ 100 espèces (à moitié des amphibiens, à moitié des reptiles), est présentée et commentée.

2) Les espèces *Agama sylvanus* (fig. 6), *Crotaphopeltis acarina* (fig. 9), et *Hyperolius b. balfouri* (fig. 3) sont nouvelles pour le Cameroun. *Agama gracilimembris, Coluber florulentus* et *Naja haje* y sont cités pour la deuxième fois.

3) Pour les reptiles saheliennes *Ptyodactylus hasselquisti, Coluber florulentus* et *Naja haje,* l'aire de distribution dans le territoire Camerounais est étendu plus que cent kilomètres vers le sud (fig 10). Cette observation est discutée en rapport avec le problème de la désertification.

4) A la limite du sud du Plateau de l'Adamaoua, des anoures forestiers — *Xenopus tropicalis, Hylarana albolabris* et *Conraua goliath* (Mfi), *Hyperolius kuligae* (Malarba), *Leptopelis notatus* (à l'est de Banyo) — furent trouvés plus au nord que leurs aires de repartition connues (fig. 10). Ils sont interprétés comme populations rélictaires d'une forêt équatoriale anciennement plus étendue qui ont persisté dans l'ombre protégeant du Massif de l'Adamaoua.

5) Quelques espèces très proches furent trouvées en sympatrie: *Bufo xeros/B. regularis* (Garoua), *Bufo maculatus/B. regularis* (à l'est de Banyo), *Crotaphopeltis acarina/C. hotamboeia* (Tchollíré), *Psammophis philippsi/P.* cf. *rukwae* (fig. 8) (Tschollíré).

6) Une population de chacun des deux genres *Phrynobatrachus* et *Petropedetes*, les deux du Plateau de l'Adamaoua, ne pouvaient pas être déterminées.

7) Des études plus intenses sont nécessaires pour clarifier le statut spécifique des suivants complexes difficiles: *Phrynobatrachus natalensis/P. francisci, Hyperolius adametzi/H. kuligae, H. balfouri/H. viridistriatus, H. guttulatus/H.* cf. *guttulatus* (fig. 4), *Agama sylvanus/A. paragama, Psammophis sibilans/P. phillipsi/P. rukwae, Boaedon lineatum/B. fuliginosum.*

Literatur

Ahl, E. (1931): Zur Systematik der afrikanischen Arten der Baumfroschgattung *Hyperolius.* — Mitt. zool. Mus. Berlin 17: 1–132.

Amiet, J. L. (1971): Les batraciens orophiles du Cameroun. — Ann. Fac. Sci. Cameroun, Yaoundé, 5: 83–102.

— (1972): Description de trois Bufonidés orophiles du Cameroun appartenant au groupe de *Bufo preussi* Matschie (Amphibiens Anoures). — Ann. Fac. Sci. Cameroun, Yaoundé, 11: 121–140.

— (1973a): Caractères diagnostiques de *Petropedetes perreti,* nov. sp. et notes sur les autres espèces camerounaises du genre (Amphibiens Anoures). — Bull. I.F.A.N., Dakar, Sér. A, 35 (2): 462–474.

— (1973b): Notes faunistiques, éthologiques et écologiques sur quelques Amphibiens Anoures du Cameroun (2e Série). — Ann. Fac. Sci. Cameroun, Yaoundé, 13: 135–161.

— (1976): Observations anatomiques et biologiques sur le genre *Werneria* Poche, 1903. — Rev. zool. afr. 90 (1): 33–45.

— (1978a): Liste provisoire des Amphibiens anoures du Cameroun. — 20pp (hektographiert).

— (1978b): Les Amphibiens anoures de la région de Mamfé (Cameroun). — Ann. Fac. Sci. Yaoundé 25: 189–219.

— (1978c): A propos d'*Hyperolius platyceps* (Boulenger), *H. kuligae* Mertens et *H. adametzi* Ahl (Amphibiens anoures). — Ann. Fac. Sci. Yaoundé 25: 221–256.

— (1979): Description de l'adulte et de la larve d'*Hyperolius bopeleti* n.sp. (Amphibia Anura, Hyperoliidae). — Ann. Fac. Sci. Yaoundé 26: 113–124.

— (1980): Un *Hyperolius* nouveau du Cameroun: *Hyperolius endjami* n.sp. (Amphibia Anura, Hyperoliidae). — Rev. suisse Zool. 87 (2): 445–460.

Arnoult, J., & M. Lamotte (1968): Les Pipidae de l'Ouest africain et du Cameroun. — Bull. I.F.A.N., Sér. A, 30 (1): 270–306.

Barbault, R., & M. Trefaut Rodrigues (1978): Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques anoures tropicaux II: *Phrynobatrachus plicatus* (Günther). — Geo-Eco-Trop. 2 (4): 455–466.

— & — (1979a): Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques anoures tropicaux III: *Arthroleptis poecilonotus.* — Tropical Ecol. 20 (1): 64–77.

— & — (1979b): Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques anoures tropicaux IV: *Phrynobatrachus accraensis.* — Bull. I.F.A.N. 41 (2): 417–428.

— & T. Pilorge (1980): Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques anoures tropicaux V: *Phrynobatrachus calcaratus.* — Oecol. gener. 1 (4): 373–382.

Böhme, W. (1975): Zur Herpetofaunistik Kameruns, mit Beschreibung eines neuen Scinciden. — Bonn. zool. Beitr. 26: 2–48.

— (1979): Zur Herpetofaunistik des Senegal. — Bonn. zool. Beitr. 29 (4): 360–417 (datiert 1978).

— & C. Klaver (1981): Zur innerartlichen Gliederung und zur Artgeschichte von *Chamaeleo quadricornis* Tornier, 1899 (Sauria: Chamaeleonidae). Amphibia-Reptilia 1 (3/4): 313–328.

Bons, J. (1963): Notes sur trois couleuvres africaines: *Coluber algirus, Coluber florulentus* et *Coluber hippocrepis.* Description de *Coluber algirus villiersi* subsp. nov. — Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc, Rabat, 42: 61–86.

Broadley, D.G. (1966): A review of the African stripe-bellied sandsnakes of the genus *Psammophis.* — Arnoldia, Salisbury, 56 (2): 1–9.

— (1977): A review of the genus *Psammophis* in southern Africa (Serpentes: Colubridae). — Arnoldia, Salisbury, 12 (8): 1–29.

Dowling, H.G., & W.E. Duellman (1978): Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. (Publications in Herpetology No. 7). — HISS Publs., New York.

Dunger, G.T. (1967): The lizards and snakes of Nigeria. II. The lacertids of Nigeria. — Nigerian Field 32: 117–131.

— (1969): The lizards and snakes of Nigeria. IV. The geckos of Nigeria. — Nigerian Field 33: 18–47.

— (1973): The snakes and lizards of Nigeria. VII. The skinks of Nigeria (continued and completed). — Nigerian Field 38: 54–80.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — 353 pp. Parey, Hamburg & Berlin.

— (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 3: 1–428.

Fitz-Simons, V.F.M. (1970): A field guide to the snakes of Southern Africa. — 221 pp. Collins, London.

Greer, A.E. (1977): The systematics and evolutionary relationships of the scincid lizard genus *Lygosoma.* — J. nat. Hist., London, 11: 515–540.

Hulselmans, J.L.J. (1970): Preliminary notes on African Bufonidae. — Rev. Zool. Bot. afr., Bruxelles, 81 (2): 149–155.

— (1977): Further notes on African Bufonidae, with descriptions of new species and subspecies (Amphibia, Bufonidae). — Rev. Zool. Bot. afr., Bruxelles, 91 (2): 512–524.

Joger, U. (1979): Zur Ökologie und Verbreitung wenig bekannter Agamen Westafrikas (Reptilia: Sauria: Agamidae). — Salamandra 15 (1): 31–52.

— (1980): Eine neue Art der Gattung *Tarentola* (Sauria: Gekkonidae) aus Westafrika. — Amphibia-Reptilia 1 (2): 137–147.

— (1982): Zur Herpetofaunistik Westafrikas. — Bonn. zool. Beitr. 32 (3–4): 297–340.

Keay, R.W.J., & A. Aubréville (1959): Vegetation map of Africa south of the Tropic of Cancer. — 11pp. + Karte. Oxford University Press.

Kramer, E., & H. Schnurrenberger (1963): Systematik, Verbreitung und Ökologie der libyschen Schlangen. — Rev. suisse Zool. 70 (3): 453–568.

Lamotte, M. (1967): Les batraciens de la région de Gpakobo (Côte d'Ivoire). — Bull. I.F.A.N., Sér. A, 29 (1): 218–294.

— & F. Xavier (1966): *Phrynobatrachus natalensis* (Smith) et *Phrynobatrachus francisci* (Boulenger): deux espèces de l'Ouest africain difficiles à distinguer. — Bull. I.F.A.N., Sér. A, 28 (1): 343–361.

Macdonald, M.A. (1981): A new species of agamid lizard from Ghana. — J. Zool., Lond., 193: 191–199.

Mertens, R. (1938): Herpetologische Ergebnisse einer Reise nach Kamerun. — Abh. senck. naturf. Ges. 442: 1–52.

— (1939): Über das Höhenvorkommen der Froschlurche am Großen Kamerun-Berge. — Abh. Ber. Mus. Magdeburg III (1): 121–128.

— (1940): Zur Herpetologie Kameruns und Deutsch-Ostafrikas. — Zool. Anz., Leipzig, 131 (9/10): 239–250.

— (1968): Zur Kenntnis der Herpetofauna von Kamerun und Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 19: 69–84.

Moody, S.M., & W. Böhme (1983): Merkmalsvariation und taxonomische Stellung von *Agama doriae* Boulenger, 1885 und *Agama benueensis* Monard, 1951 (Reptilia: Agamidae) aus dem Sudangürtel Afrikas. — Bonn. zool. Beitr. 34, im Druck.

Parker, H.W. (1936): The Amphibians of the Mamfe Division, Cameroons. I. Zoogeography and Systematics. — Proc. zool. Soc. London 36: 135–163.

Perret, J.-L. (1957): Observations sur *Rana goliath* Blgr. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 80: 195–202.

— (1958): Observations sur des rainettes africaines du genre *Leptopelis* Günther. — Rev. suisse Zool. 65 (5): 259–275.

— (1961): Etudes herpétologiques africaines III. 1. La faune ophidienne de la région camérounaise. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 84: 133–138.

— (1963): Les Gekkonidae du Cameroun, avec la description de deux sous-espèces nouvelles. — Rev. suisse Zool. 70 (3): 47–60.

— (1966): Les Amphibiens du Cameroun. — Zool. Jb., Syst., 93 (8): 289–464.

— (1971): Redécouverte de *Bufo villiersi* Angel. — Rev. Zool. Bot. afr. 84 (1–2): 131–139.

— (1973): Contribution à l'étude des „*Panaspis*" (Reptilia, Scincidae) d'Afrique occidentale avec la description de deux espèces nouvelles. — Rev. suisse Zool. 80 (2): 595–630.

— (1977): Les *Hylarana* (Amphibiens, Ranidés) du Cameroun. — Rev. suisse Zool. 84 (4): 841–868.

— (1979): Remarques et mise au point sur quelques espèces de *Ptychadena* (Amphibia, Ranidae). — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 102: 5–21.

— & J.-L. Amiet (1971): Remarques sur les *Bufo* (Amphibiens Anoures) du Cameroun. — Ann. Fac. Sci. Cameroun, Yaoundé, 5: 47–55.

Roman, B. (1972): Deux sous-espèces de la vipère *Echis carinatus* (Schneider) dans les territoires de Haute-Volta et du Niger: *Echis carinatus ocellatus* Stemmler et *Echis carinatus leucogaster* n.ssp. — Notes Docum. voltaiques, Ouagadougou, 5 (4): 1–11.

— (1974): Deux espèces du genre *Crotaphopeltis* (Colubrides opisthoglyphes) dans le territoire de Haute-Volta: *Crotaphopeltis hotamboeia* (Laurenti) et *Crotaphopeltis acarina* n.sp. — Notes Docum. voltaiques 8 (1): 1–13.

— (1975): La vipère *Echis carinatus leucogaster* Roman, 1972 de Haute Volta élevée au rang d'espèce: *Echis leucogaster.* — Notes Docum. voltaiques 8 (4): 1–20.

— (1976/77): Le genre *Telescopus* (Colubrides opisthoglyphes) Wagler, 1830 en Haute Volta et dans l'Ouest de Niger. — Notes Docum. voltaiques 10: 92–97.

Roux-Estève, R. (1962): Sur une collection de serpents du Nord Cameroun. — Bull. Mus. nation. Hist. nat., Paris, 2e sér., 34 (2): 144–148.

Sanderson, I.T. (1936): The Amphibians of the Mamfe Division, Cameroons. II. Ecology of the frogs. — Proc. zool. Soc. London 36: 165–208.

Schiøtz, A. (1963): The Amphibians of Nigeria. — Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren., Kobenhaven, 125: 1–92.

— (1967): The treefrogs of West Africa. — Spol. zool. Mus. haun. 25: 1–346.

— (1975): The treefrogs of Eastern Africa. — 232pp. Steenstrupia, Kobenhaven.

Stemmler, O. (1970): Die Sandrasselotter aus Westafrika: *Echis carinatus ocellatus* subsp. nov. (Serpentes, Viperidae). — Rev. suisse Zool. 77 (2): 273–282.

Tandy, M., & R. Keith (1972): *Bufo* of Africa. — In: Blair, W.F. (Hrsg.): Evolution in the genus *Bufo:* 119–170. Austin & London.

— , J. Tandy, R. Keith & A. Duff-MacKay (1976): A new species of *Bufo* (Anura: Bufonidae) from Africa's dry savannas. — Pearce-Sellards Series, Austin, 24: 1–20.

Thorpe, R.S., & C.J. McCarthy (1978): A preliminary study, using multivariate analysis, of a species complex of African house snakes (*Boaedon fuliginosus*). — J. Zool., London, 184: 489–506.

Anschrift des Verfassers: Ulrich Joger, Fachbereich Biologie (Zoologie), Philipps-Universität, Karl-von-Frisch-Str., D-3550 Marburg.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Les écailles de deux Gymnophiones africains (Batraciens apodes), observées au microscope électronique à balayage

par

JEAN-LUC PERRET

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Introduction

Connues depuis le siècle passé, les écailles dermiques des Cécilies, représentent un cas évolutif d'exosquelette original chez les Batraciens récents. Il est cité de manière classique dans tous les ouvrages d'anatomie comparée. Ces écailles, absentes chez certaines espèces, sont logées dans des poches du derme, sous l'épiderme et invisibles extérieurement. Taylor (1968) révèle en plus l'existence d'écailles plus profondes, subdermiques.

Des résultats poussés sur l'histologie des écailles dermiques sont connus (Gabe, 1971) mais restreints finalement à peu d'espèces et souvent concentrés sur *Ichthyophis glutinosus*. Une comparaison entre genres, au moins, reste à faire.

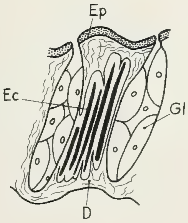


Fig. 1: Localisation des écailles internes chez les Gymnophiones. Ep = épiderme, D = derme, Gl = glandes cutanées, Ec = écailles dermiques.

Matériel et méthode

Les écailles ont été extraites par dissection à la surface dorsale de la base du dos. Les spécimens proviennent du Gabon (coll. J.P. Knoepffler) et du Cameroun (coll. de l'auteur).

Dans les plis baso-dorsaux, les écailles sont nombreuses, en paquet, de tailles très variables, aisément séparées dans les proportions de un à deux. Elles sont plus ou moins libres ou attachées par un tissu conjonctif lâche, surtout à la base.

Choisies, sélectionnées et nettoyées au mieux, elles sont ensuite observées au microscope à balayage.

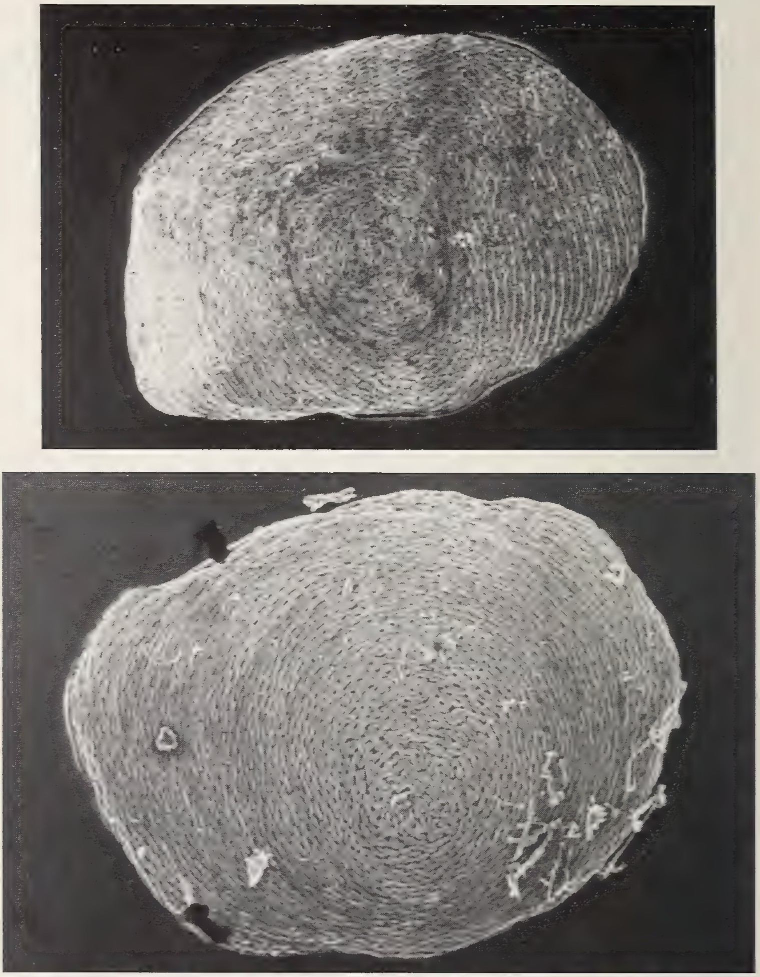


Fig. 2: Deux écailles dermiques de Gymnophiona, 40 x: (en haut) *Geotrypetes seraphini,* (en bas) *Herpele squalostoma.* Origine: Gabon.

Remarques et commentaires

Les structures révélées par scanning, présentées ici, illustrent la surface dorsale (ou proximale, si l'on considère l'orientation anatomique des écailles étudiées). La surface inférieure n'apporte rien dans cette technique. Le relief des squamules (cf. écailles placoïdes?) mais aussi leur orientation en spirale sont des plus intéressants et semble-t-il non recensés jusqu'à présent. Leur

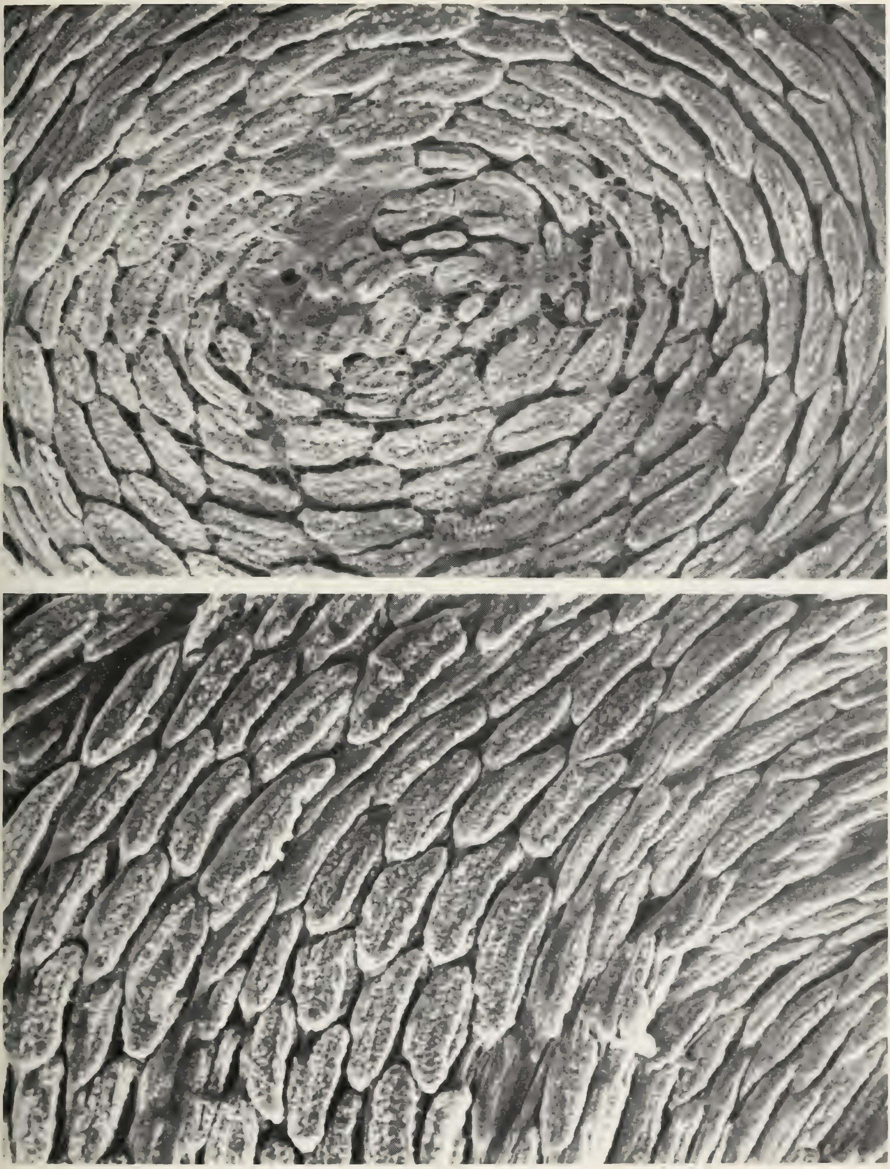


Fig. 3: Détail de l'écaille d'*Herpele squalostoma*, 280 x. Centre spiralé, élongation des squamules moins granuleuses que chez *Geotrypetes* à même grossissement (cf.).

calcification est confirmée depuis longtemps. Une différenciation générique est remarquée.

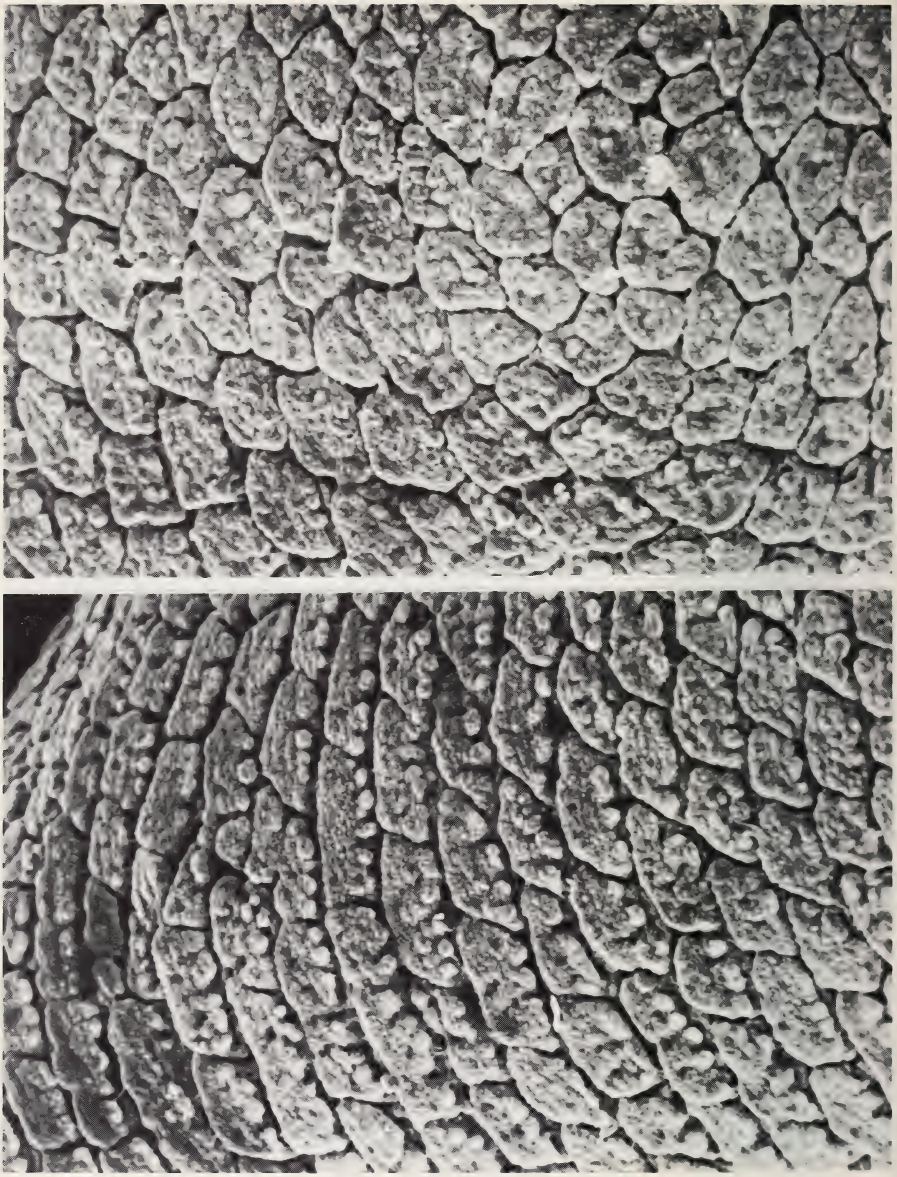


Fig. 4: Détail de l'écaille de *Geotrypetes seraphini*, 280 x. Squamules plus ramassées avec des nodosités superficielles marquées.

Photographies fig. 2–4: microscope électronique à balayage du Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Dr. Jean Wuest).

Summary

Stereoscan observations on scales of two African Gymnophiona (Amphibia, Caeciliidae, genera *Herpele* and *Geotrypetes*) from the Cameroon-Gabon area are presented.

Zusammenfassung

Rasterelektronenmikroskopische Beobachtungen an den Schuppen zweier afrikanischer Gymnophionen (Amphibia, Caeciliidae, Gattungen *Herpele* und *Geotrypetes*) aus Kamerun und Gabun werden wiedergegeben.

Bibliographie

Delsol, M., J.-M. Exbrayat, J. Flatin & J. Lescure (1980): Particularités du groupe des Batraciens apodes. — Bull. mens. Soc. linn. Lyon 49: 370–379.

Gabe, M. (1971): Données histologiques sur le tégument d'*Ichthyophis glutinosus* L. — Ann. Sci. nat. 13: 573–608.

Taylor, E.H. (1968): The Caecilians of the world. A taxonomic review. — University of Kansas Press, Lawrence, U.S.A. VIII + 848 p.

Adresse de l'auteur: Dr. Jean-Luc Perret, Muséum d'Histoire naturelle, Case postale 284, CH-1211 Genève 6.

Ein neues Chamäleon aus Tanzania, mit Bemerkungen über Mimese bei Echsen (Reptilia: Sauria)

von

WOLFGANG BÖHME

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

In noch unkatalogisierten, älteren Sammlungsbeständen fand sich kürzlich ein männliches Chamäleon, das die Beschriftung „Neu Mufindi, 1929" trug. Sein bizarrer Habitus, bedingt durch einen Rücken- und Schwanzkamm aus lanzettartigen Schuppen sowie durch seitlich abstehende ebensolche Lanzettschuppen an Flanken und Schwanzseiten, schien eher den Lebensformtyp eines bodenlebenden brookesiinen Chamäleons als den einer arborikolen *Chamaeleo*-Art zu repräsentieren. Die angeführten Merk-

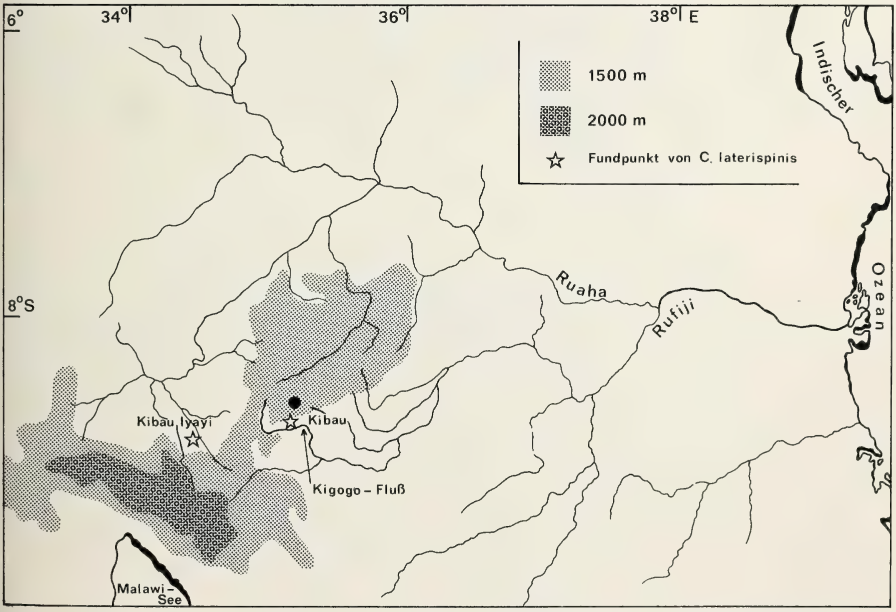

6°
34°
36°
38° E
8°S
1500 m
2000 m
☆ Fundpunkt von C. laterispinis
Indischer
Ozean
Ruaha
Rufiji
Kibau Iyayi
Kibau
Kigogo – Fluß
Malawi-See

Abb. 1: Lage und Lagebeziehung der beiden Fundpunkte (= Terrae typicae) beider *Chamaeleo laterispinis*-Formen. Zeichnung: U. Bott (ZFMK).

male entsprechen der Diagnose von *Chamaeleo laterispinis* Loveridge, 1932, einer bis heute nur nach der aus drei ♂ bestehenden Typenserie bekannten Art, die aus „Kigogo near Mufindi", Tanzania, stammt (Loveridge 1932: 381). Ausführliches Kartenstudium ergab, daß Mufindi — im Uzungwe-Gebirge gelegen — heute Kibau heißt, daß Neu-Mufindi — heute Kibau Iyayi — in einiger Entfernung westlich (ca. 80 km) davon liegt, daß aber ein 1 500 m hohes Gebirgsplateau samt einer Wasserscheide beide Fundorte voneinander trennt (Abb. 1).

Die Beschreibung von *C. laterispinis* durch Loveridge (1932: 381, 1933: 341) und Hechenbleikner (1940: 245 f.), die Abbildung des Typusexemplares (MCZ 31386)[1] bei Loveridge (1933: pl. 3, fig. 3), vor allem aber die Vorlage eines der beiden Paratypen (ZMA 10250)[1] zum Direktvergleich ergaben, daß unser geographisch isoliertes Exemplar in der Ausformung seiner Merkmale so stark abweicht, daß die Annahme individueller Variabilität innerhalb von Populationen sowie sexualdimorpher oder altersbedingter Variation nicht geeignet ist, die Verschiedenheiten zu erklären, die sogar eine unterschiedliche Nischenpräferenz nahelegen. Wegen seiner allopatrischen Verbreitung fasse ich das Chamäleon aus Kibau Iyayi zwar als artgleich mit *C. laterispinis* auf, bewerte es aber als morphologisch besonders distinkte und ökologisch wahrscheinlich anders eingenischte Form, die sich durch die chorologische Beziehung ihres Fundortes zur Terra typica der Art auch historisch interpretieren läßt. Sie zu beschreiben und ihre Merkmale in bezug auf die Lebensweise zu erörtern, ist erstes Ziel dieser Arbeit; darüber hinaus einen Diskussionsbeitrag zu struktureller und ethologischer Mimese bei Chamäleons und anderen Echsen zu leisten, das zweite.

Beschreibung der neuen Form

Chamaeleo laterispinis brookesiaeformis ssp.n.

Diagnose: Eine Unterart von *Chamaeleo laterispinis,* die sich von der nunmehr als Nominatform aufzufassenden Population aus dem Kigogo-Gebiet bei Kibau durch vergrößerte Lanzettschuppen des Rücken- und Schwanzfirstes, durch stark vergrößerte, aber in der Anzahl verminderte Flankentuberkel sowie durch den Besitz seitlich abstehender Schwanzdornen unterscheidet. Diese Merkmalsausformungen sind beim ♂ bereits bei einer Kopf-Rumpflänge (KRL) von 56 mm vorhanden, während sie bei den adulten *C. l. laterispinis*-♂ auch bei KRL-Werten von 65–67 mm viel schwächer oder gar nicht (laterale Schwanzstacheln) ausgeprägt sind. Die ♀ sowohl der neuen als auch der Nominatform sind noch unbekannt.

---

[1] MCZ: Museum of Comparative Zoology, Cambridge/Mass.; ZMA: Zoölogisch Museum, Amsterdam

Derivatio nominis: Das Subspezies-Epithet für dieses Chamäleon soll ausdrücken, daß die charakteristischen Merkmalsausprägungen zum Habitusresultat eines *Brookesia*-artigen Lebensformtyps geführt haben.

Holotypus: ZFMK 30785, ♂, Kibau Iyayi (= Neu Mufindi), südwestl. Uzungwe-Berge, S-Tanzania. Ohne Sammlerangabe, 1929. Abb. 2 unten, Abb. 3 a.

Körper gedrungen, nur wenig höher als breit. Schwanz deutlich kürzer als Kopf-Rumpf. Helm hinten schwach erhöht, Entfernung vom Mundwinkel zur Helmspitze etwa ebenso groß wie die Länge der Mundspalte. Parietalkamm schwach angedeutet, seine vordere Gabelung im Bereich eines erhabenen Buckels im Stirnbereich kaum erkennbar. Occipitalleisten enden vorn je mit einer rigiden Dornschuppe; Occipitallappen klein, an der Mittellinie aneinanderstoßend, aber keine gemeinsame Naht bildend; an ihrem unteren Ende steht je eine weiche, bewegliche Tuberkelschuppe. Rückenfirst mit je fünfzehn beweglichen, lanzettartigen Schuppen versehen, deren vier hintere am spitzesten und längsten sind. Flanken heterogen beschuppt, mit je einem Paar großer, mit den Spitzen gegeneinander gerichteter, wei-

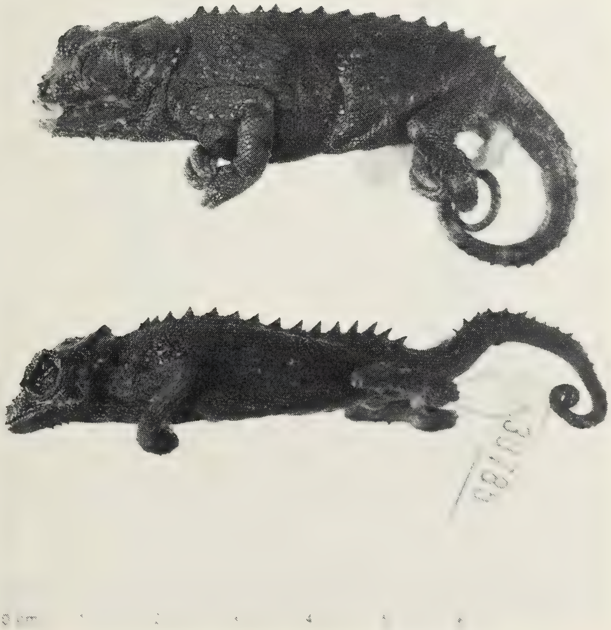


Abb. 2: Lateralansichten des Paratypus ZMA 10250 (oben) von *Chamaeleo laterispinis laterispinis* und des Holotypus ZFMK 30785 (unten) von *C. l. brookesiaeformis* in natürlicher Größe. Photo: E. Schmitz (ZFMK).

cher, seitlich abstehender Lanzettschuppen im vorderen, und je einer einzelnen solchen Schuppe mit nach hinten gerichteter Spitze im hinteren Flankenbereich. Kehle und Bauch homogen kleinschuppig, ohne Kehl- und Bauchkamm, aber mit einer V-förmig angeordneten Serie vergrößerter Tuberkelschuppen längs des Innenrandes der Unterkieferäste. Vorderextremitäten mit besonders vergrößerten spitzen Tuberkelschuppen im Handwurzelbereich, Hinterextremität mit ebensolchen Schuppen an Femur und Tibia, am stärksten oberhalb der Fußwurzel. Schwanzfirst nach einem 6 mm langen Diastema hinter dem Rückenkamm mit spitzen Lanzettschuppen, die etwa halb so groß wie die des Rückenfirstes sind und erst im letzten Schwanzdrittel kleiner und undeutlicher werden. Beiderseits des Schwanzfirstes eine Reihe von fünf langen, isolierten, leicht versetzt angeordneten Dornschuppen, die seitlich abstehen, deren Spitze jedoch leicht nach oben und hinten weist.

Färbung (im Alkohol) einfarbig tiefschwarz; keine Reste von Lebendfärbung oder -zeichnung mehr erkennbar.

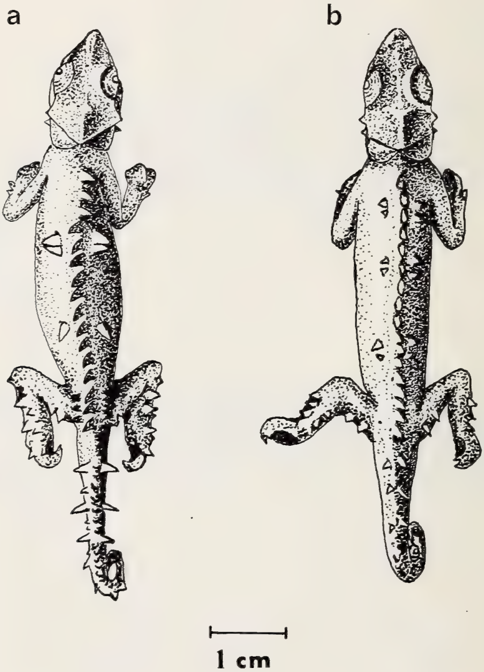


Abb. 3: Halbschematisierte Dorsalansichten von *Chamaeleo laterispinis brookesiaeformis* (a) und *C. l. laterispinis* (b) in natürlicher Größe. Zeichnung (nach Vorlage des Verfassers): U. Bott (ZFMK).

Kopf-Rumpflänge 56 mm, Schwanzlänge 44 mm, Entfernung Mundwinkel–Helmspitze 10, 9 mm, Länge der Mundspalte 11 mm.

Verbreitung und Chorologie: Wie aus Abb. 1 zu ersehen, liegt die Typuslokalität von *C. laterispinis brookesiaeformis* südwestlich des 1 500 m hohen Plateau-Isthmus, der die Uzungwe-Berge mit dem südlich anschließenden Kipengere-Hochland verbindet. Das stark vereinfacht dargestellte hydrographische System entwässert zunächst nach Nordwesten, dann nach Nordosten in den Ruaha-Fluß. Der auf dem Plateau entspringende Kigogo-Fluß entwässert dagegen nach Osten zum Rufiji-Fluß und fließt bereits in seinem Oberlauf in einem Tal, das das Hochplateau einschneidet. Beide Fundorte liegen also unterhalb der 1 500 m-Isophypse westlich und östlich der Wasserscheide zwischen Ruaha und Rufiji. Wenn auch von der überaus seltenen, nur zweimal gesammelten und seit 1930 nicht wieder gefundenen Art nur zwei Fundpunkte bekannt, daher bei intensiver Nachsuche weitere wahrscheinlich sind, ist aufgrund der vorhandenen Information anzunehmen, daß diese sich im Bereich der Flußläufe finden werden, nicht aber auf dem Plateau selbst, das mithin als eine wirksame geographische Barriere zwischen beiden hier unterschiedenen Formen betrachtet werden kann. *Chamaeleo laterispinis* wäre demnach nicht als Montan-, sondern als submontanes Chamäleon zu kennzeichnen.

Beziehungen: Die Stellung von *C. laterispinis* innerhalb seiner Gattung wird schon von Loveridge (1932: 381) als isoliert und „with no near relatives" bezeichnet. Auch nach Hechenbleikner (1940: 246) hat es „no immediate relatives but apparently represents one step further in the development of such species as *tempeli* and *fuelleborni* the latter of which it most closely resembles." Hillenius (1959) bezieht die Art in seine Gruppengliederung der Gattung nicht ein, stellt aber *C. tempeli, C. fuelleborni* und *C. werneri* in seine *„C. bitaeniatus*- group" (l.c.: 65). Klaver (1981 a: 52) schlägt für die genannten Arten plus *C. laterispinis, C. incornutus* und *C. affinis* eine eigene Verwandtschaftsgruppe vor, der möglicherweise auch *C. goetzei* angehört. Diese Gruppe läßt sich — jedoch ohne *C. affinis* — auch durch Hemipenismerkmale synapomorph definieren (Klaver & Böhme, im Druck).

Die isolierte Position, die Loveridge (l.c.) und Hechenbleikner (l.c.) *C. laterispinis* zumessen, wird mit dem stachlig wirkenden Habitus der drei typischen ♂ begründet, deren Flankentuberkeln auch zur Speziesbenennung führten. Beim Vergleich dieser Tiere mit unserem Exemplar fanden wir jedoch die Ausprägung dieser schon auffälligen Strukturen noch weit in den Schatten gestellt. Die unser Exemplar auszeichnenden Unterschiede sind

— nicht geschlechtsbedingt, da alle vier bekannten Individuen männlich sind;

— nicht altersbedingt, da unser Exemplar kleiner ist als die drei unter sich überaus einheitlichen ♂ aus Kigogo: „In the three specimens at hand (all males) there is no variation worthy of mention" (Heckenbleikner 1940: 245). Der Ausbildungsgrad der Hemipenes läßt sogar darauf schließen, daß der Typus von *C. l. brookesiaeformis* im Gegensatz zu den drei typischen *C. l. laterispinis*-♂ noch nicht voll adult ist, man also bei voll adulten ♂ mit einer noch stärkeren Ausformung der Bestachelung rechnen kann;

— nicht individuell, da 1. die drei bekannten ♂ der Nominatform äußerst uniform sind (vgl. vorigen Absatz) und 2. die *C. l. brookesiaeformis* auszeichnenden Charakteristika über das Maß an Verschiedenheiten hinausgehen, das — nach einiger Erfahrung in dieser Tiergruppe — bei anderen Chamäleons Unterarten trennt, einschließlich auch historisch wohlbegründeter, wie z. B. bei *C. quadricornis* (vgl. Böhme & Klaver 1981).

Mit diesen Argumenten hoffe ich die Kritik entkräften zu können, die sich an der Benennung und Beschreibung von Unterarten nach nur einem Exemplar besonders leicht entfachen kann. Die einzige plausible Erklärung der beobachteten Unterschiede ist die Annahme geographischer Variation, die durch räumliche und zeitliche Trennung zur Entstehung einer neuen Form geführt hat. Zwar sind fast alle der dargestellten und dokumentierten Charakteristika der neuen Form graduelle Unterschiede gegenüber *C. l. laterispinis,* das heißt übersteigerte Ausformungen der bei der typischen Form bereits angelegten Strukturen. Das Ergebnis dieser graduellen Unterschiede ist jedoch ein essentiell verschiedener Habitus, wie der Vergleich der Lateral- und Dorsalansichten (Abb. 2 und 3) beider Formen verdeutlichen soll. Dies hat Bedeutung für Rückschlüsse auf die Lebensweise.

Struktur und Lebensweise: Als die am stärksten an eine arborikole Lebensweise angepaßten Echsen sind Chamäleons in ihrer Gestalt so stark determiniert, daß Abweichungen in der äußeren Körpergestalt nur sehr schwer möglich sind, „i. e. not deviating from a once acquired 'Bauplan' " (Klaver 1981: 54). Genetische Divergenzen lassen sich daher, muß man sich auf morphologische Methoden beschränken, z. B. durch Genitalmerkmale besser als durch den Vergleich der äußeren Morphologie nachweisen (Böhme & Klaver 1980). Lediglich Ornamente wie Schnauzenfortsätze, Kopfhörner, Occipitallappen, Fersensporne etc., die Bedeutung auch für innerartliche Kommunikation haben und teils der Geschlechtererkennung dienen, unterliegen größerer zwischenartlicher Variabilität; ihr Auftreten kann auch durch „character displacement" gesteuert sein (Rand 1961, Böhme & Klaver 1981: 326). Letzteres betrifft natürlich vor allem die laterale oder manchmal auch die frontale Silhouette des Tieres. Bei *C. l. brookesiaeformis* ließe sich der stark gesägte Rücken- und Schwanzfirst noch in diesem Sinne deuten. Jedoch hat der Körperumriß die ebenso wichtige Funktion, das Tier zu tarnen, bei arborikolen Chamäleons also möglichst blattähnlich zu sein.

Hier sind es neben dem mehr rundlichen Körperquerschnitt der neuen Form vor allem die seitlichen Rumpflanzetten und Schwanzdornen, die erst in der Aufsicht wirksam werden (vgl. Abb. 3 a) und daher sicher nicht der innerartlichen Kommunikation dienen, sondern gegenüber von oben kommenden Predatoren eine Konturauflösung erzielen sollen! Sie erinnern stark an die unter den *Brookesia*-Arten Madagaskars weit verbreitete „Rükkensäge" (zur Dokumentation vgl. die Abbildungen bei Brygoo 1978) und legen nahe, daß *C. l. brookesiaeformis* ein Leben in Bodennähe führt und eher in totem Zweig- und Blattwerk als in lebendem Laub Gestalt-Camouflage betreibt.

Die im Vergleich dazu nur angedeutete Bestachelung der Nominatform ist für eine entsprechende Hypothese sicher nicht ausreichend, was durch die Angaben von Loveridge (1933: 342) gestützt wird, der die drei ♂ grün gefärbt und kletternd in größerer Höhe über dem Boden fand.

C. l. brookesiaeformis wäre damit der vierte Fall, in dem die so extrem ans Baumleben angepaßten Chamäleons versucht hätten, sekundär zum Bodenleben zurückzukehren. Außer den Brookesiinae (sensu Klaver 1981 a: 55), die diesen Schritt offenbar als erste taten, ist später der der *C. chamaeleon*-Gruppe nahestehende *C. namaquensis* diesen Weg gegangen und weist bedeutende Neu-Adaptationen auf. Es hat in seiner Verwandtschaftsgruppe den „stachligsten" Rückenfirst: zweifellos eine als Trockenpflanzenmimese deutbare Anpassung. Schließlich sind auch einige nordafrikanische Wüstenpopulationen von *C. chamaeleon* dabei, die Bodennische verstärkt zu nutzen. Sie haben bereits die Fähigkeit zur Grünfärbung verloren, werden aber als eigene Unterart *saharicus* L. Müller nicht anerkannt (Werner 1912, Mertens 1971, Hillenius 1978, Klaver 1981 b: 228). Der Spezialisationserfolg ist also mit dem phylogenetischen Alter der sekundären Neuanpassungen korreliert, wobei *C. l. brookesiaeformis* diesen Weg zuletzt, in etwa zeitgleich mit der *saharicus*-Form von *C. chamaelon* eingeschlagen haben dürfte.

Eine weitere interessante Frage wäre, ob die hier als somatolytisch in totem Blatt- und Zweigwerk gedeuteten Strukturen von *C. l. brookesiaeformis* auch von flankierenden Verhaltensmerkmalen begleitet werden, das heißt, ob dieses Chamäleon, wie von den bodenlebenden Brookesiinae und dem ebenfalls bodenlebenden *C. namaquensis* bekannt, bei Behelligung in kataleptische Akinese verfällt. Dies ist wie die anderen Aspekte der Lebensweise erst dann zu klären, wenn einmal lebende Exemplare dieses aberranten Chamäleons zum Studium verfügbar sein werden. Obwohl wir hier also bis jetzt auf Spekulationen angewiesen sind, soll die allgemeine Problematik der Mimese bei Chamäleons und anderen Echsen, die sich aus der Wechselbeziehung zwischen Struktur und Verhalten ergibt, im folgenden Abschnitt näher diskutiert werden.

Über Mimese bei Echsen

Eine wesentliche ethologische Besonderheit baum- oder strauchbewohnender Chamäleons ist, daß sie ihre auf das Nachahmen lebender Blätter adaptierte Strukturmimese durch das berühmte „Windschaukeln" ergänzen, wenn sie sich behelligt fühlen. Sie ahmen also die im Freien praktisch stets vorhandene Wind- oder Luftzugbewegung der Blätter nach, um nicht in leicht bewegtem Blattwerk als statischer Punkt aufzufallen. Mertens (1942: 25) vergleicht dies mit Recht mit der bekannten „Windmimese" vieler Gespenst- und Fangheuschrecken. Diese analoge Wechselbeziehung zwischen Struktur und Verhalten zwischen zwei völlig verschiedenen Tiergruppen kann jedoch auf höchst eindrucksvolle Weise ergänzt werden. Denn bekanntlich zeigen die ebenfalls zur Ordnung Phasmatodea gehörenden Stabheuschrecken, die ja nicht Blätter, sondern Zweige imitieren, bei Behelligung eine kataleptische Akinese-Reaktion, die sich in ganz analoger Weise bei den bodenlebenden Chamäleons der Gattungen *Rhampholeon* und *Brookesia* wiederfindet! Belegt ist Akinese für *Rhampholeon spectrum* (Mertens 1942: 13) aus Afrika sowie für die madagassischen *Brookesia stumpffi* (Mertens 1951: 330) und *B. ramanantsoai* (Böhme 1974: 82), und wird von Brygoo (1978: 7) als „immobilisation réflexe" als typisches Merkmal für die Gattung *Brookesia* insgesamt angeführt.

Man sollte daher erwarten, daß auch der bodenlebende *Chamaeleo namaquensis,* dessen Strukturmerkmale (Rückenfirst) bereits im vorigen Abschnitt als Trockenpflanzenmimese (Somatolyse) gedeutet wurden, eine entsprechende Verhaltenskorrelation aufweist. Die gründliche Lektüre der Monographie von Burrage (1973) lehrt dann tatsächlich, daß „if chanced when at rest, it kept perfectly still, except the eyes, which rivet on its tormentor. There is no colour change, nor any reaction to having hands passed over them, or fingers straddling them" (Burrage l.c.: 73)! Es zeigt sich also, daß auch hier — trotz phylogenetisch jüngerer Neuanpassung ans Bodenleben — die Strukturen bereits von kataleptischem Verhalten begleitet sind.

Unter den totes Laub- und Astwerk imitierenden Brookesiinae gibt es zwei verschiedene Anpassungsformen, nämlich die Blatt- und die Zweigimitatoren. Erstere sind in Afrika (Gattung *Rhampholeon*) artenreich und kulminieren in den stark lateral zusammengedrückten, blattförmigen Arten *R. kersteni* und *R. spectrum.* Ihre kurzen Schwänze lassen sich sogar als „Blattstiele" deuten, und die Flanken zeigen oft eine blattrippenartige Zeichnung. Letztere sind auf Madagaskar zahlreich (Gattung *Brookesia*) und zeichnen sich bis auf eine Art (die konvergent blattförmige *B. nasus*) durch einen mehr rundlichen Körperquerschnitt und relativ längere Schwänze aus (vgl. hierzu die zahlreichen Habitusabbildungen bei Brygoo 1978). Diese Formen haben oft eine flache Rückenzone, die lateral jeweils mit einer Reihe dorniger, abstehender Stachelschuppen besetzt ist. Wie Siebenrock

(1893) und Parker (1942: 80) beschrieben und abbildeten, ist bei *B. superciliaris* die darunter liegende Wirbelsäule extrem umgestaltet. Die Gelenkflächen der Rückenwirbel sind doppelt miteinander verbunden und durch akzessorische Bögen überdacht; gemeinsam mit den ebenfalls umgestalteten Zygapophysen entsteht ein kompliziertes „Sparrenwerk" (Siebenrock l.c.: 100, = „vertebral basket-like work": Parker l.c.: 80), das dem Rückenmark und den Rückenmuskeln eine außergewöhnlichen mechanischen Schutz verleiht. Nach Parker (l.c.: 82) besitzen auch *B. stumpffi* und *B. ebenaui* eine entsprechende Wirbelkonstruktion. „Warum die Natur gerade bei diesem Thiere den Rückgrathstreckern den außergewöhnlichen Schutz verliehen hat, wird wohl erst aufgeklärt werden, wenn man über die biologischen Verhältnisse dieses Thieres genauere Kenntnis erlangt haben wird" (Siebenrock l.c.: 102). Diese fragende Reflexion Siebenrocks dürfte heute damit zu beantworten sein, daß die Akinese der *Brookesia*-Arten die herausragende biologische Besonderheit dieser Geschöpfe ist.

Meine Vermutung, hier einen Zusammenhang zwischen der aberranten Wirbelstruktur und der Akinese gefunden zu haben, bestärkte sich durch die Verhältnisse, die bei dem anolinen Leguan *Chamaelinorops barbouri* vorliegen und die in einem analogen Sinne neu gedeutet werden können. Diese Art — die einzige ihrer Gattung — zeichnet sich ebenfalls durch eine hochaberrante Wirbelstruktur aus (Etheridge 1960, Forsgaard 1982), besitzt ebenfalls eine kryptische Färbung und eine „dead stick appearance" (Schwartz & Inchaustegui 1980: 56). Angesichts dieser Parallelen ist es faszinierend zu erfahren, daß auch dieser Leguan „remained immobile in a mass of plant debris despite collector's activities immediately adjacent to his retreat" (Schwartz & Inchaustegui l.c.: 55 f.). Die zitierten Autoren deuten die kryptische Tracht und das kataleptische Verhalten als die Strategie eines Lauerjägers, was sicher teilweise — auch für Chamäleons — zutrifft. Die damit aber völlig rätselhaft bleibende Wirbelstruktur wird von Forsgaard (1982) als mögliche Anpassung an besondere Springfähigkeit oder als Vorrichtung zu besonders gesteigerten Kopfbewegungen beim Imponieren gedeutet, ohne daß er einen Bezug auf das so stark nischenbezogene Aussehen und Verhalten des Tieres herstellt.

In diesem Zusammenhang war auch zu prüfen, ob etwa die kryptische und Akinese übende teiide Gattung *Echinosaura* (Dunn 1944, Mertens 1946, Leviton & Anderson 1966), deren Vertreter eine recht flache Rückenzone aufweisen, entsprechende Wirbelspezialisationen zeigt. Auf die überraschende Konvergenz dieser Tiere mit *Brookesia* habe ich früher (Böhme 1974: 82) schon hingewiesen. Doch zeigte ein *Echinosaura*-Skelett unserer Sammlung (ZFMK 7274) Wirbel, die denen verglichener Nachbargattungen (*Neusticurus, Pholidobolus*) entsprachen.

Eine gedankliche Synthese aller angesprochenen Aspekte (kryptische, somatolytische Tracht, Akinese und Wirbelform) könnte folgendermaßen aussehen:

— Zweifellos hat die Phytomimese der hier besprochenen Echsen außer einer Tarnfunktion gegenüber der Beute auch Schutzfunktion gegenüber Feinden.

— Letztere muß gegen sich optisch orientierende Feinde gerichtet sein, da sie gegenüber sich olfaktorisch orientierenden Jägern, z. B. räuberischen Säugern, sinnlos wäre. Zudem muß es sich vor allem um solche visuell jagenden Feinde handeln, die optisch schlecht oder gar nicht akkomodieren können. Es ist daher in erster Linie an Vögel zu denken.

— Wie bereits im ersten Teil dieser Arbeit erwähnt, wird die somatolytische Funktion der *Brookesia*-„Rückensäge" nur in der Aufsicht wirksam, was ebenfalls für von oben kommende Predatoren spricht.

— Es ist leicht vorstellbar und von vielen Vögeln bekannt, daß sie ein Objekt mit Schnabelhieben untersuchen, wenn sie sich über seine Freß- oder Genießbarkeit im unklaren sind. Diese Unklarheit kann entstehen, wenn sich die hier diskutierten Echsen plötzlich fallenlassen und reglos liegenbleiben. Probeweise Schnabelhiebe müßten aber bei nicht besonders geschützten Echsen zu schweren Verletzungen führen und das Tier außerstande setzen, seine Akinese weiter durchzuhalten. Eine Knochenpanzerung jedoch, wie bei *Brookesia* und *Chamaelinorops* vorhanden, bekäme hier einen überragenden Selektionsvorteil.

— Diese Hypothese impliziert auch, daß die sich fallenlassenden und reglos am Boden verharrenden Tiere auch richtig landen und nicht die ungeschützten Partien darbieten. Hier gewinnt die bereits von Siebenrock (1893: 27) gemachte, seither aber vergessene Beobachtung (vgl. Kluge 1967, Baird 1970), daß *Brookesia superciliaris* „Cranoliti" besitzt, welche offenbar den verkalkten Endolymph-Säcken vieler Gekkoniden und mancher Iguaniden entsprechen, neue Aktualität. Es fällt auf, daß die von Kluge (1967: 17) aufgeführten und vergrößerte Endolymph-Säcke besitzenden Iguaniden sämtlich ans Klettern spezialisierte Gattungen sind. *Chamaelinorops* ist darunter (vgl. Etheridge 1960)! Die Funktion des endolymphatischen Systems ist „poorly understood" und „still open for study" (Kluge l.c.: 17), doch ist unübersehbar, daß ein Zusammenhang zwischen seiner Ausbildung und hoher Spezialisation ans Klettern einschließlich Akinese übender Formen besteht. Die einzige Agamide, bei der Moody (1980: 72) kürzlich vergrößerte und verkalkte Endolymph-Säcke auffinden konnte, ist bezeichnenderweise *Cophotis ceylanica!* Die Frage einer Funktion dieser Kalksäcke als statisches Zusatzorgan sollte daher verfolgt werden.

Abschließend ist einzugestehen, daß der zweite Teil dieser Arbeit weitgehend spekulativ ist. Ich halte es jedoch nicht nur für legitim, sondern für wünschenwert, auch dann gedankliche Konstruktionen als Hypothesen zur

Diskussion zu stellen, wenn ihre Veri- bzw. Falsifizierung derzeit noch nicht möglich ist. So liegt z. B. ein experimenteller Test, ob die Akinese bei *Brookesia* und *Chamaelinorops* wirklich gegenüber ihren potentiellen Vogel-Predatoren funktioniert, oberhalb unserer praktischen Möglichkeiten. Die Idee kann aber andere Forscher zu einer Nachprüfung stimulieren, denen die Möglichkeiten dazu näher liegen als uns.

Danksagung

Ich danke Dr. Dick Hillenius, Amsterdam, für die Ausleihe des Paratypus von *C. laterispinis* und Drs. Charles J. J. Klaver, Groningen, für die Möglichkeit der Einsichtnahme in die unpubliziert gebliebene Thesis von Hechenbleikner. Für mich ermutigenden Gedankenaustausch bin ich Dr. Scott Moody, Athens/Ohio, der mich auf das Manuskript Forsgaard hinwies, und Karl Forsgaard, Seattle/Washington, verbunden, der mir seine noch im Druck befindliche Arbeit über *Chamaelinorops* vorab zugänglich machte.

Ornithologische und ethologische Aspekte der formulierten Hypothesen diskutierten mit mir meine Kollegen am Museum Frau Dr. Renate van den Elzen und Dr. Klaus Busse in dankenswerter Weise.

Zusammenfassung

Aus dem Süden Tanzanias wird *Chamaeleo laterispinis brookesiaeformis* ssp.n. beschrieben. Seine äußeren Merkmale werden als die eines in Bodennähe lebenden Chamäleons interpretiert und in Bezug auf die Lebensweise diskutiert.

Daraus ergibt sich der Anlaß, allgemeiner die Verknüpfung von Struktur- und Verhaltensmimese bei Bodenchamäleons (Brookesiinae) und anderen Echsen zu diskutieren. Die hochaberranten Wirbelformen bei *Brookesia* und dem anolinen Iguaniden *Chamaelinorops* werden erstmals mit der kryptischen Tracht und dem akinetischen Verhalten dieser Tiere in Verbindung gebracht. Dabei wird die Hypothese formuliert, daß der entscheidende Selektionsvorteil einer dorsalen Knochenpanzerung vor allem gegen Vogel-Predatoren gerichtet ist und es ermöglicht, auch bei einem Schnabelhieb die eingenommene Akinese durchzuhalten. Eine weitere Hypothese betrifft die Funktion verkalkter Endolymph-Säcke, die nur bei hochspezialisierten Kletterern (Gekkoniden, manchen Iguaniden, der Agamide *Cophotis ceylanica,* sowie *Brookesia*) angetroffen werden, und deutet sie als zusätzliches statisches Organ.

Summary

Chamaeleo laterispinis brookesiaeformis ssp.n. from Southern Tanzania is described. Its external characters are related to its life habits and interpreted as characteristic for a ground dwelling chameleon rather than for an arboreal one.

This gives an impulse to discuss the interrelations between structural and behavioural camouflage in brookesiine chameleons and other lizards more generally. The highly aberrant dorsal vertebrae of *Brookesia* and the anoline iguanid *Chamaeli-*

norops are related here to the cryptic appearance and acinetic behaviour of these animals. The hypothesis is offered that the main advantage of a bony dorsal „shield" is directed against bird predators and enables the lizard to maintain its acinetic and rigid appearance even if hit by a bird's bill. Another hypothesis concerns the function of calcified endolymphatic sacs, which are found only in highly specialized climbers (gekkonids, some iguanids, the agamid *Cophotis ceylanica,* as well as *Brookesia*), and interpretes them as additional static organs.

Literatur

Baird, I.L. (1970): The anatomy of the reptilian ear. — In: Gans, C., & T. Parsons (Hrsg.): Biology of the Reptilia, vol. 2, London, New York (Academic Press), S. 193–275.

Böhme, W. (1974): Ein seltenes Zwergchamäleon aus Madagaskar. — Salamandra, Frankfurt am Main, 10: 80–82.

— & C.J.J. Klaver (1980): The systematic status of *Chamaeleo kinetensis* Schmidt, 1943 (Sauria: Chamaeleonidae) from the Imatong Mountains, Sudan, with comments on lung and hemipenial morphology within the *C. bitaeniatus*-group. — Amphibia–Reptilia, Wiesbaden, 1: 3–17.

— & — (1981): Zur innerartlichen Gliederung und zur Artgeschichte von *Chamaeleo quadricornis* Tornier, 1899 (Sauria, Chamaeleonidae). — Amphibia–Reptilia, Wiesbaden, 1: 313–328.

Brygoo, E. (1978): Reptiles Sauriens Chamaeleonidae. Genre *Brookesia* et complément pour le genre *Chamaeleo.* — Faune de Madagascar, 47: 173 S.

Burrage, B.R. (1973): Comparative ecology and behaviour of *Chamaeleo pumilus pumilus* (Gmelin) and *C. namaquensis* A. Smith (Sauria: Chamaeleonidae). — Ann. South Afr. Mus., Cape Town, 61: 1–158.

Dunn, E.R. (1944): Notes on Colombian herpetology: II. The lizard genus *Echinosaura* (Teiidae) in Colombia. — Caldasia, Bogotà, 2: 397–398.

Etheridge, R.E. (1960): The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): an interpretation based on skeletal morphology. — Unpubl. Thesis, Univ. Ann Arbor/Michigan, 236 S.

Forsgaard, K. (1982): The axial skeleton of *Chamaelinorops.* — Festschrift Prof. Dr.E.E.Williams, Cambridge/Mass., im Druck.

Hechenbleikner, H. (1940): The Chamaeleonidae. — Unpubl. Thesis, Harvard Univ. Cambridge/Mass., 394 S.

Hillenius, D. (1959): The differentiation within the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768. — Beaufortia, Amsterdam, 8, No. 89: 1–92.

— (1978): Notes on chameleons V. The chameleons of North Africa and adjacent countries, *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus) (Sauria: Chamaeleonidae). — Beaufortia, Amsterdam, 28 (345): 37–55.

Klaver, C.J.J. (1981 a): Lung-morphology in the Chamaeleonidae (Sauria) and its bearing upon phylogeny, systematics and zoogeography. — Z. zool. Syst. Evolutionsf., Hamburg, 19: 36–58.

— (1981 b): Chamaeleonidae. *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758) – Gemeines oder Gewöhnliches Chamäleon. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Bd. 1, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.), S. 217–238.

— & W. Böhme (im Druck): Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria), with special reference to hemipenis morphology.

Kluge, A.G. (1967): Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., New York, 135: 1–59.

Leviton, A.E., & S.C. Anderson (1966): Further comments on the behaviour of the Panamanian *Echinosaura horrida.* — Herpetologica, 22: 160.

Loveridge, A. (1932): New reptiles and amphibians from Tanganyika territory and Kenya colony. — Bull. Mus comp. Zool., Cambridge/Mass., 72: 375–387.

— (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the southwestern highlands of Tanganyika territory. VII. Herpetology. — Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge/Mass., 74: 197–416.

Mertens, R. (1942): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. — Abh. senck. naturf. Ges., Frankfurt am Main, 471: 1–108.

— (1951): *Brookesia stumpffi,* ein madagassisches Zwergchamäleon in Gefangenschaft. — Aquar. Terrar. Z., Stuttgart, 4: 329–330.

— (1971): Zur Kenntnis der intraspezifischen Formenvielfalt bei Reptilien. — Zool. Beitr., Berlin, N. F. 17: 13–31.

Moody, S.M. (1980): Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). — Unpubl. Thesis Univ. Ann Arbor/Michigan, 373 S.

Parker, H.W. (1942): The lizards ot British Somaliland. — Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge/Mass., 111: 1–101-

Rands, A.S. (1961): A suggested function of the ornamentation of East African forest chameleons. — Copeia, 1961: 411–414.

Schwartz, A., & S.J. Inchaustegui (1980): The endemic Hispaniolan lizard genus *Chamaelinorops.* — J. Herpetol, 14: 51–56.

Siebenrock, F. (1893): Das Skelet von *Brookesia superciliaris* Kuhl. — Sitzungsber. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Cl. 102: (Abth. I): 71–118.

Werner, F. (1912): Das Bodenbewohnen des Chamäleons. — Bl. Aquar. Terrarienk., 40: 7–9.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn 1.

Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln

von

WOLFGANG BISCHOFF

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Die Kanareneidechse wurde im Jahre 1839 von Duméril & Bibron unter dem Namen *Lacerta galloti* beschrieben. Die Autoren vermuteten das Vorkommen dieser Eidechsen auf den Inseln Teneriffa und Madeira. Aber schon Gervais (1836–54) schreibt, daß die Art auf allen kanarischen Inseln sehr verbreitet sei und noch nie außerhalb dieser Inselgruppe gesehen wurde. Als nächster befaßt sich Boettger (1873) ausführlich mit dieser Eidechse. Er vermutet, daß auf Hierro, Gomera und Gran Canaria neben *Lacerta galloti* eine weitere große Art vorkommen würde. Die Eidechsen der östlichen Kanaren (Fuerteventura, Lanzarote und die sie umgebenden kleineren Eilande) werden von Peters & Doria als eigene Art erkannt und 1882 als *Lacerta atlantica* beschrieben. An der Eigenständigkeit dieser Art bestand seitdem kein Zweifel mehr. Bedriaga (1886) und Boulenger (1887) beschreiben *Lacerta galloti* ausführlicher, geben aber wieder die ziemlich pauschale Verbreitungsangabe Kanarische Inseln und Madeira. Im August 1889 entdeckte der Wiener Geologe Simony auf dem Salmor-Felsen bei Hierro die große Eidechse, deren Existenz man schon seit langem vermutete. Sie wurde noch im gleichen Jahr von Steindachner als *Lacerta simonyi* beschrieben. Steindachner (1891) identifiziert auch die Eidechsen von Gran Canaria mit *Lacerta simonyi* und beschränkt das Verbreitungsgebiet von *Lacerta galloti* auf die Inseln Teneriffa, Gomera und La Palma, während er auf Hierro nur *Lacerta simonyi* vermutet. Bei Boulengers Angabe von *L. galloti* auf Madeira vermutet er eine Fundortverwechslung des Sammlers. Artgleichheit zwischen den Eidechsen Gran Canarias und der übrigen Westinseln nimmt dagegen Schenkel an, der 1901 die Eidechse dieser Insel als *Lacerta galloti* var. *stehlini* beschreibt. Von Lehrs (1909: 14) wird *stehlini* wieder mit *simonyi* synonymisiert, während Boulenger (1920) sie schließlich als selbständige Art neben *galloti* und *simonyi* anerkennt. Lehrs (1914 a und b) beschreibt *Lacerta caesaris* von Hierro. Im gleichen Jahr beschreiben Boettger & Müller *Lacerta galloti palmae* von La Palma und *Lacerta galloti gomerae* von Gomera und stellen gleichzeitig *caesaris* als vierte Unterart zu *galloti.* Von Boulenger (1920) wird *caesaris* dann allerdings wieder als Art bewertet, der er *gomerae* subspezifisch zuordnet. *L. galloti palmae* synonymisiert er dagegen mit *L. galloti.* Dieser Auffassung, auch bezüglich des Artstatus von *simonyi* und *stehlini,* schließt sich Cyrén (1934) an. Mertens (1934 und 1942) stellt dagegen *caesaris, gomerae* und *palmae* wieder als Unterarten zu *galloti* und *stehlini* als solche zu *simonyi.* Letztere werden in jüngerer Zeit wieder als selbständige Arten aufgefaßt. Die Ansicht von Mertens zur Unterartgliederung von *L. galloti* wurde von späteren Autoren übernommen (z. B. Bravo, 1953, Peters, 1961, Bischoff, 1971 und Klemmer, 1976). Arnold (1973) stellt die kanarischen Lacertiden in eine eigene Gattung *Gallotia,* eine Auffassung, der sich Bischoff, Nettmann & Rykena (1979) sowie Böhme et al. (1981) anschließen.

Mit dem in den letzten Jahren immer mehr zunehmenden Verständnis der natürlichen Gegebenheiten auf den Kanaren, insbesondere durch Beiträge der Geologie (z. B. Hausen, 1956, Mitchell-Thomé, 1976 und Schmincke, 1976), aber auch der Botanik (z. B. Bramwell & Bramwell, 1974, Voggenreiter, 1974 und Kunkel, 1980) und der Entomologie (z. B. Machado, 1976) zeigt sich immer mehr, daß auch die bisherigen Auffassungen über die inner- und zwischenartlichen Beziehungen der kanarischen Reptilien, wie sie zuletzt von Klemmer (1976) zusammenfassend dargestellt wurden, dringend revisionsbedürftig sind. Ein erster Beitrag hierzu soll dieser Aufsatz sein.

Material

Zum Vergleich lagen mir insgesamt 474 Exemplare von *Gallotia galloti* vor, die sich wie folgt verteilen: Zentrum und Süden Teneriffas 86, Anaga-Halbinsel und Nordküste 81, Teno-Gebiet 18, Esperanza 11, Syntypenserie von *Lacerta galloti* aus dem Pariser Museum (MNHP) 8, 93 weitere Exemplare von Teneriffa ohne genaue Fundortangaben, Gomera 30, Hierro 102 und La Palma 45 Exemplare. Bis auf die Serie aus Paris wird das gesamte Material im Museum Koenig, Bonn, (ZFMK) aufbewahrt.

Ein großer Teil des hier benutzten Materials wurde während einer sechswöchigen Exkursion auf die Kanarischen Inseln gesammelt, die ich gemeinsam mit dem Leiter der Säugetierabteilung am ZFMK, Dr. Rainer Hutterer, vom 1. Mai bis 12. Juni 1981 unternahm. Die Reise hatte zum Ziel, ökologische Daten über die dort lebenden Amphibien, Reptilien und Säugetiere zu ermitteln und Material von diesen Arten zu sammeln. Über den genauen Reiseverlauf und die übrige Fauna wird an anderer Stelle berichtet.

Fast überall auf der Insel kommen die Eidechsen in außerordentlich individuenreichen Populationen vor. Das gilt sowohl für die sehr trockene und heiße Südseite, als auch für die feuchtere und kühlere Nordseite, aber auch für die höheren Gebirgslagen Teneriffas. Weitgehend gemieden werden von ihnen nur die Lorbeerwälder, worauf auch Salvador (1974: 184) hinweist, und wohl auch ein etwa 200 m hoher Streifen im unteren Bereich der Passatwolkenzone an der Nordseite der Insel. In mit Tomaten oder Bananen beköderten Eimerfallen ließen sich die Tiere fast immer mühelos erbeuten. Viele fingen sich auch in den von meinen Kollegen ausgelegten Ratten- und Mausefallen. Die Eidechsen hatten diese meist viel eher entdeckt als die Nager.

Ergebnisse

Schon seit langem wird von verschiedenen Autoren auf Unterschiede in der Größe und der Färbung bei den Teneriffaeidechsen hingewiesen (Fritsch, 1870: 103, Boettger, 1873: 173, Bedriaga, 1886: 292, Steindachner, 1891: 288–90 und Boulenger, 1920: 120). Doch gehen sie alle entweder dieser Frage nicht weiter nach, oder aber sie halten sie nur für ein Zeichen der großen Variabilität dieser Eidechse. Erst Carnero & Perez Padron (1977: 252) weisen darauf hin, daß sich die Tiere vom Norden der Insel farblich von denen der Südseite unterscheiden: „Este lagarto, que suele presentar una coloración verdosa y azlada en los machos de la zona norte de la isla y una tonalidad grisácea oscura con ocelos azules en los del sur insular, recibe un sinfín de nombres vernáculos que hacen alusión a su aspecto y coloración, como son: ‚verdino', ‚tizón', ‚lebrancho', ‚bocinegro', etc." Wie diese Ausführungen zeigen, sind jene Unterschiede der einheimischen Bevölkerung durchaus geläufig, denn sie hat den einzelnen Erscheinungsformen der Teneriffaeidechsen verschiedene Trivialnamen gegeben. Als erster und einziger hat sich bis jetzt Bings (1980) ausführlich mit der Variabilität der Eidechsen auf Teneriffa auseinandergesetzt. Er unterteilte sie in fünf verschiedene Phänotypen, wobei er aber selber schon auf die enge Verbindung seiner Typen A und A', also der Tiere aus dem Anaga-Gebirge und von der Nordküste einerseits sowie vom äußeren Anaga-Felsen andererseits hinweist. Meine Beobachtungen auf Teneriffa stimmen in weiten Teilen mit denen von Bings (l. c.) überein, sind, was seinen Typ A gegenüber seinen Typen B, C und D betrifft, sogar mit seinen völlig identisch. Der Typ C ist nach meiner Meinung eine Mischform zwischen den südlichen und den nördlichen Eidechsen. Zwischen den Typen B und D gibt es gleitende Übergänge, und sie kommen an vielen Stellen im Süden Teneriffas gemeinsam vor. Außerdem stellte ich fest, daß der Typ D beileibe nicht nur aus relativ zierlichen Exemplaren besteht, wie Bings (1980: 210) vermutet. Er hat nur zufällig bei Arafo keine wirklich großen und kräftigen Männchen beobachtet. Das ist gar nicht so ungewöhnlich, denn die alten Exemplare sind fast immer bedeutend scheuer und vorsichtiger, so daß man sie seltener zu Gesicht bekommt als Jungtiere und Tiere durchschnittlicher Größe. Bestätigen kann ich die Beobachtung von Bings (l. c.: 205), daß im Bereich der Cañadas ausschließlich

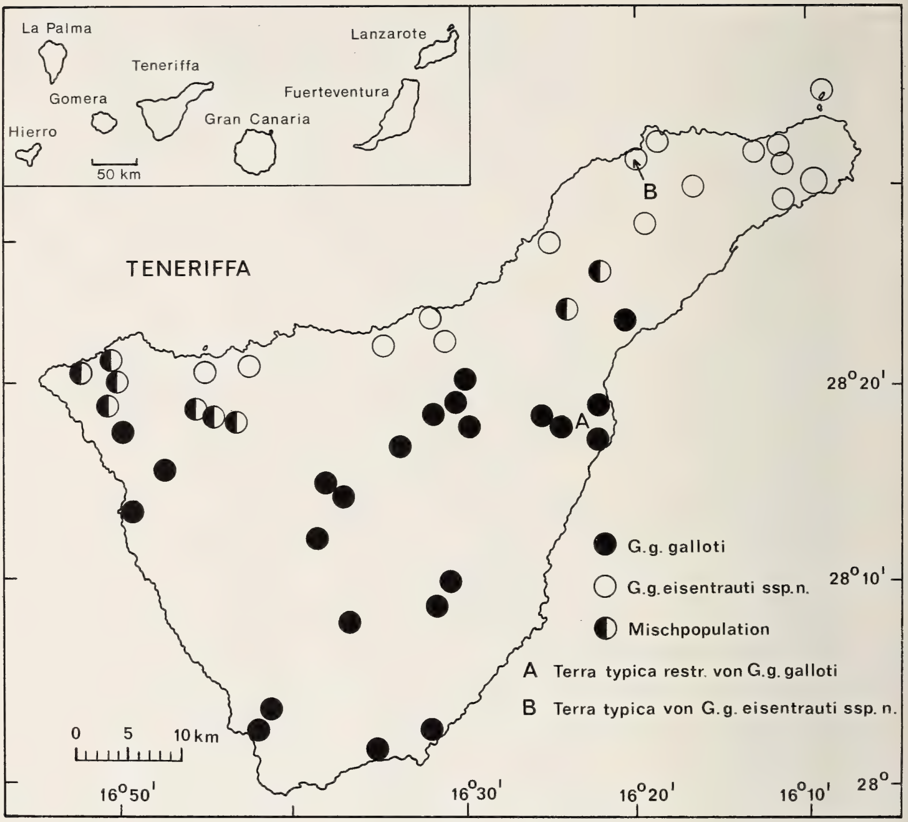

La Palma
Lanzarote
Teneriffa
Gomera
Fuerteventura
Gran Canaria
Hierro
50 km
TENERIFFA
B
A
28°20'
28°10'
28°
● G.g. galloti
○ G.g.eisentrauti ssp.n.
◐ Mischpopulation
A Terra typica restr. von G.g. galloti
B Terra typica von G.g. eisentrauti ssp. n.
0 5 10 km
16°50'
16°30'
16°20'
16°10'

Abb. 1: Übersicht der Beobachtungs- und Sammelpunkte von *Gallotia galloti* auf Teneriffa. Durch einige Punkte von Bings (1980) vervollständigt. Zeichnung U. Bott, ZFMK.

Eidechsen des Typs B zu finden sind. Es zeigt sich also, daß die Differenzierung der Eidechsen von der Anaga-Halbinsel und von der Nordküste mit ihren auffallend bunten Männchen gegenüber denen mit mehr düsteren Männchen von den übrigen Teilen der Insel ein weit höheres Niveau hat, als die Unterschiede bei den düsteren Populationen. Im Bereich des Teno-Gebirges fand ich Tiere, die in Färbung und Zeichnung eine Mischform zwischen den nördlichen und südlichen Eidechsen darstellen, ähnlich wie die von Bings bei Los Llanos gefundenen Tiere. Weibchen und Jungtiere sind hier sehr variabel, gestreift oder quergebändert. Die Männchen sind sehr dunkel mit mehr oder weniger deutlichen Querbändern auf dem Rücken. Blaue Wangen kommen bei ihnen nicht vor, und auch die blauen Flankenflecken sind meist sehr klein. Eindeutige Mischpopulationen fanden sich auch bei Esperanza und im Esperanza-Wald. Auch hier findet man eine ähnliche Variabilität der Weibchen, wie bei denen aus dem Teno-Gebirge. Die Männchen sind nicht sehr deutlich quergebändert. Ein Teil von ihnen hat sehr große blaue Flankenflecken. An den Wangen befinden sich kleine bis winzige blaue Stellen. Diese Mischpopulationen, bei denen es sich meiner Auffassung nach um Intergrades handelt, zeigen eindeutig sekundären Kontakt zwischen beiden Formen an, der zur Voraussetzung hat, daß sie in der Vergangenheit isoliert gewesen sind. Hieraus wird klar, daß sich auf Teneriffa infolge der historischen, geologischen und topografischen Gegebenheiten zwei unterschiedliche Formen aus dem *galloti*-Verwandtschaftskreis herausgebildet haben, denen, wie die Intergradespopulationen im Tenobereich und bei Esperanza (Abb. 1) zeigen, Unterartniveau zukommt. Das Zentrum und der Süden der Insel, also der weitaus größere Teil, werden von der Form mit den verdüsterten Männchen besiedelt. Diese Form ist in ihren ökologischen Ansprüchen äußerst plastisch. Sie lebt von der fast wüstenhaften Küstenregion bis hinauf in die höchsten Bergregionen der Insel. Ich konnte sie am Hang des Teide noch in 2 800 m Höhe beobachten. Nach Cyrén (1934: 49) soll sie mindestens noch in 3 050 m Höhe angetroffen werden, ja vermutlich mit dem Teideginster (*Spartocytisus supranubius*) bis 3 200 m hinauf vordringen. In diesen Höhen fällt im Winter regelmäßig Schnee, und die Eidechsen müssen längere Frostperioden ruhend überdauern. Das Anaga-Gebirge ist das Ausbreitungszentrum der Form mit den großen bunten Männchen. Hier kommen diese Tiere an der Nord- wie der Südseite von der Küste bis in die höchsten Bergregionen, die etwa 1 000 m erreichen, vor. Die Nordküste Teneriffas entlang hat sie sich bis in die Gegend von Garachico im Nordwesten ausgebreitet, wo sie auf die schwarze Form getroffen ist. Im Orotava-Tal scheint ihre Verbreitung in ca. 600 m Höhe ziemlich plötzlich zu enden. Es folgt dann, wie ich schon schilderte, eine etwa 200 m hohe, nahezu eidechsenfreie Zone, und im oberen Teil des Tales leben dann Vertreter der dunklen Form.

Nun stellte sich natürlich die Frage, welche Form die typische *Gallotia galloti galloti* der Insel Teneriffa ist. Endgültige Klärung konnte erst die Untersuchung der Syntypenserie aus dem Pariser Museum bringen. Duméril & Bibron (1839) beschrieben *Lacerta galloti* sehr allgemein. Von einem Exemplar geben sie aber einige Maße an. Diese stammen eindeutig vom einzigen Männchen der Serie, welches der Südform angehört. Da es das einzige individuell erkennbare Exemplar der Typenserie ist, designiere ich es hiermit zum Lectotypus. Dabei glaube ich vernachlässigen zu können, daß Boulenger (1920: 120) ein weibliches Tier als „type" bezeichnet hat, denn er unterschied grundsätzlich nicht zwischen Holo- und Paratypen sowie zwischen Lecto- und Paralectotypen. Die Südform ist also *Gallotia galloti galloti,* während die Nordform eine neue Unterart darstellt. Beide Unterarten sollen im Folgenden ausführlich beschrieben werden.

Gallotia galloti galloti (Duméril & Bibron, 1839)

Lectotypus und terra typica (hier restringiert): ♂ ad. MNHP 2744 (Abb. 2a und b), Tal von Güimar/Teneriffa, leg. P. B. Webb & S. Berthelot, vor 1839.

Diagnose: Ziemlich großwüchsige Unterart, deren Männchen im Durchschnitt 108 mm Kopf-Rumpflänge erreichen, bei den Weibchen sind es 91 mm. Unterart mit den größten Dorsalia und deshalb auch der geringsten Anzahl in einer Querreihe (durchschnittlich 86,6). Auch die Anzahl der Temporalia liegt sehr niedrig (durchschnittlich 92,2), besonders im Vergleich zur zweiten auf Teneriffa lebenden Unterart. Bei weiteren Schuppenmerkmalen (Femoralporen 24,8, Subdigitallamellen 35,9 und Schuppen um den 6. Schwanzwirtel 40,4) liegen die Werte ebenfalls sehr niedrig. Weibchen und Jungtiere sind fast ausschließlich längsgestreift, bei relativ heller Grundfärbung. Auf der Kehle findet sich immer die charakteristische V-Zeichnung. Alte Männchen sind im vorderen Körperabschnitt immer völlig schwarz und auch am übrigen Körper stark verdunkelt. An den Flanken haben beide Geschlechter meist ziemlich deutliche bis sehr große blaue Flekken. Die Wangen sind nicht blau. Querbänderung auf dem Rücken wird nur ganz vereinzelt angedeutet.

Beschreibung des Lectotypus: Mittelgroßes Exemplar. Kopf-Rumpflänge = 102,4 mm, Kopflänge, -breite und -höhe = 25,7 mm, 18,5 mm und 15 mm, Vorder- und Hinterbeinlänge = 33,3 mm und 58,9 mm, Breite und Höhe des Anale = 4,2 mm und 2,7 mm. Die Errechnung der Körperproportionen ergab folgende Werte: Kopflänge/Kopfbreite = 1,4, Kopflänge × 100/Kopf-Rumpflänge = 25,1, Vorderbeinlänge × 100/Kopf-Rumpflänge = 32,5, Hinterbeinlänge × 100/Kopf-Rumpflänge = 57,5, Breite/Höhe des Anale = 1,6. Die Pholidose zeigt folgende Werte: Supraciliargranula = 11/10, Postnasalia = 1/1, Frenalia = 1/2, Praeocularia = 1/1, Temporalia = 104/100 (mit auffallend kleinen Masseterica), Supralabialia vor und hinter dem Suboculare = 5/5 und 3/3, Submaxillaria = 6 + 1/6 + 1, Gularia = 43, Collaria = 11, Dorsalia in einer Querreihe = 84, Ventralia in einer Quer- und Längsreihe = 14 und 30, Femoralporen = 25/25, Subdigitallamellen = 35/35, Schuppen um den 6. Schwanzwirtel = 48, Schuppen zwischen den inneren Enden der Femoralporenreihen = 4, Praeanalia = 6.

Das Frontale ist im hinteren Drittel quergeteilt. Das Interparietale entspricht nur etwa einem Viertel der hinteren Breite des fast ein gleichseitiges Dreieck darstellenden Occipitale und endet vorn auffällig stumpf. Am Außenrand der 5. Submaxillaria liegen 2 bzw. 3 vergrößerte Schuppen. Das Collare ist ganzrandig. Der Schwanz ist vom 7. Wirtel an regeneriert.

Der Kopf ist braun, die Nackengegend schwärzlich. Allmählich, aber deutlich hellt die Körperfärbung nach hinten in einen braunen Grundton auf. Die Vorderbeine sind oberseits dunkel-, die Hinterbeine mittelbraun. Der Schwanz wird nach hinten zunehmend heller. Das Tier ist in den fast 150 Jahren, die es jetzt im Alkohol liegt, stark aufgehellt und war ursprünglich sicher sehr viel dunkler. Beiderseits der Rückenmitte sind zwei undeutliche Bänder mit winzigen dunklen Flecken zu erkennen, die ehemalige Längsstreifung andeuten. Die Beinoberseiten sind ungefleckt. An den Flanken sind die Reste relativ großer blauer Flecken zu erkennen. Über dem linken Vorderbeinansatz sind es 3, die ineinander übergehen. Es folgen bis zum Hinterbeinansatz 7 weitere, die nach hinten immer kleiner werden. Am Rand zwischen den Dorsalia und Ventralia befinden sich 4 weitere, relativ große, jetzt undeutlich blaugraue Flecken. Rechts liegen über dem Vorderbeinansatz 4 teilweise ineinander übergehende Flecken. Es folgen bis zum Hinterbeinansatz 7 weitere, bedeutend kleinere. Auch hier sind am Rand von Dorsalia und Ventralia 4 relativ große Flecken. Die Brustregion ist rauchig. Nach hinten wird der Bauch zunehmend heller bräunlichbeige. Die Unterseiten der Vorderbeine sind dunkel, mit großen hellen Flecken. Die der Hinterbeine und des Schwanzes sind beigefarben.

Paralectotypen: 0,1 MNHP 7023, 1 juv. MNHP 7022, 3 juv. MNHP 2744 A, C, D, Teneriffa, leg. P. B. Webb & S. Berthelot, vor 1839; 1 juv. MNHP 2744 B (Dieses Exemplar ist keine *Gallotia galloti,* sondern eine juvenile Mauereidechse, vermutlich *Podarcis sicula.);* 0,1 MNHP 2743, Teneriffa, leg. A. Gallot, vor 1839 (Dieses Exemplar gehört zur Nordform und wird dort noch einmal als Paratypus aufgeführt.).

Allgemeine Beschreibung von Färbungs- und Zeichnungsmerkmalen: Informationen über Größe und Proportionen sind in Tabelle 1 zu finden. Da *G. galloti* in der Pholidose eine sehr große Variabilität besitzt (Tab. 2), sind Färbungs- und Zeichnungsmerkmale besser geeignet, die einzelnen Unterarten zu charakterisieren. Die Jungtiere haben eine graubraune Grundfarbe. Beiderseits des Rückens verlaufen helle Supratemporallinien, die meist noch auf dem Schwanz deutlich zu erkennen sind, teilweise aber schon ab der Körpermitte undeutlicher werden. An den Flanken befinden sich 1 oder 2 Reihen von Ozellen, die schon bläulich sein können. Die Rückenmitte ist dunkler als die übrige Oberseite, mit mehr oder weniger deutlichem hellem Streifen entlang des Rückgrats, so daß der Eindruck einer unpaaren hellen Rückenlinie entstehen kann. Zwischen dieser Zone und den Supratemporallinien befinden sich zum Teil sehr deutliche helle Querlinien, die aber auch fehlen können. Sie sind zum Teil auch an den Flanken anzutreffen. Das Rückenmuster kann sich auf dem vorderen Schwanzabschnitt fortsetzen. Der Pileus ist mehr oder weniger deutlich dunkel vermikuliert. Auf den Oberseiten der Beine befinden sich große helle Flecken. Die Unterseite der Tiere ist hell beige bis rötlich, mit charakteristischer grauer V-Zeichnung auf der Kehle. Jugendfärbung und -zeichnung bleiben mehr oder weniger deutlich bei den Weibchen erhalten. Die Grundfarbe ist grau bis graubraun und meistens etwas heller als die der Jungtiere. Man findet drei Weibchentypen: 1. Die Jugendzeichnung ist sehr kontrastreich ausgeprägt. Die Flankenozellen sind sehr klein und oft nur im Bereich der Vorderbeinansätze blau. Auf den Bauchrandschildern sind blaue Flecken. 2. Die Jugendzeichnung bleibt erhalten, ist nur etwas verwaschener. Besonders die Supratemporallinien können undeutlich sein. Selten kann hier Querbänderung überwiegen. Die blauen Flankenflecken sind klein, und auch die auf den Bauchrandschildern sind nicht sehr groß. 3. Die Zeichnung verschwindet mehr oder weniger vollständig, und die Tiere werden fast einfarbig graubraun. Diese Tiere haben an den Flanken meist sehr große, zum Teil riesige blaue Flecken, die ineinander übergehen können. Auch auf den Bauchrandschildern werden große Flächen blau. Bei allen 3 Erscheinungsformen ist immer die V-Zeichnung auf der Kehle deutlich. Sie können überall nebeneinander auftreten, die dritte ist aber vor allem im Süden häufig und tritt in den Cañadas ausschließlich auf. Der ganze Körper der Männchen ist oberseits tiefschwarz bis dunkelbraun, zuweilen nach hinten etwas heller werdend. Oft sind noch ganz undeutlich die Reste der Supratemporallinien zu erkennen. Vereinzelt werden durch einige helle Flecken Querbänder auf dem Rücken angedeutet. An den Flanken befinden sich große bis sehr große blaue Flekken, die besonders über den Vorderbeinansätzen auffallen, wo die ersten 2 bis 3 ineinander übergehen können. Auch auf den Bauchrandschildern befinden sich oft sehr große blaue Flecken. Kopfseiten, Wangengegend und Kehle sind schwarz. Die Brustgegend ist dunkel gewölkt. Der Bauch wird nach hinten immer heller und ist im hinteren Teil, auch auf der Schwanzunterseite und den Unterseiten der Hinterbeine rötlich.

Verbreitung: Süden, Südosten, Südwesten und Zentrum der Insel Teneriffa. Diese Unterart kommt von der Küste bis in die höchsten Gebirgslagen hinauf vor.

Die 86 Exemplare dieser Unterart aus dem ZFMK, die mir zur Untersuchung zur Verfügung standen, verteilen sich auf folgende Orte der Insel: Los Christianos, Chayofa, El Medano, El Abrigo, Cruz de Tea, Chimiche, El Frontón, Puerto de Güimar, Tal von Güimar, Caserio Nuestra Señora del Rosario, Paß hinter Masca, oberer Teil des Orotava-Tales, Cañadas, El Portillo, Montaña Limon (vgl. Abb. 1).

Die terra typica restringiere ich auf das Tal von Güimar, weil der Lectotypus am meisten dem Typ D von Bings (1980) entspricht, den dieser vor allem in der Gegend beobachtet hat. Ich konnte selber dort ganz ähnliche Tiere sammeln. Außerdem ist bekannt, daß Teneriffa in der ersten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts in weiten Gebieten sehr unzugänglich war und als einzige häufiger bereiste Gegenden das Orotava-Tal im Norden und das Tal von Güimar im Süden der Insel galten. Es ist also auch von daher sehr wahrscheinlich, daß der Lectotypus von dort stammt.

Gallotia galloti eisentrauti ssp.n.

Holotypus und terra typica: ♂ ad. ZFMK 34800 (Abb. 2c und d), Bajamar, Anaga-Halbinsel/Teneriffa, leg. W. Bischoff & R. Hutterer 6. V. 1981.

Diagnose: Größte und farbenprächtigste Unterart der Kanareneidechse. Die Männchen erreichen durchschnittlich eine Kopf-Rumpflänge von 120 mm, die Weibchen von 98 mm. In der Anzahl der Gularia (durchschnittlich 48,3) und Temporalia (durchschnittlich 126,2) erreicht sie die höchsten Werte. Jungtiere und Weibchen sind fast nie deutlich längsgestreift. Wenn überhaupt, dann nur im Nackenbereich. Die meisten haben mehr oder weniger deutlich unregelmäßige Querbänder auf dem Rücken. Auf der Kehle ist immer die charakteristische V-Zeichnung. Alte Männchen besitzen immer schwarze Köpfe und einen stark verdunkelten Vorderkörper. Im Nacken beginnend, ziehen sich quer über den Körper zahlreiche unregelmäßige gelbliche bis gelbgrüne Querbänder. An den Flanken befindet sich jederseits eine Reihe blauer Flecken, die meist nicht sehr groß sind. Am deutlichsten sind sie über den Vorderbeinansätzen. Die Wangen sind großflächig hellblau bis violett gefärbt.

Beschreibung des Holotypus: Sehr großes Exemplar. Kopf-Rumpflänge = 135 mm, Kopflänge, -breite und -höhe = 34,1 mm, 22,6 mm und 19,8 mm, Vorder- und Hinterbeinlänge = 43,9 mm und 76,2 mm, Breite und Höhe des Anale = 5,2 mm und 3,6 mm. Die Errechnung von Körperproportionen ergab folgende Werte: Kopflänge/Kopfbreite = 1,5, Kopflänge × 100/Kopf-Rumpflänge = 25,3, Vorderbeinlänge × 100/Kopf-Rumpflänge = 32,5, Hinterbeinlänge × 100/Kopf-Rumpflänge = 56,4, Breite/Höhe des Anale = 1,4. Die Pholidose zeigt folgende Werte: Supraciliargranula = 9/10, Postnasalia = 1/1, Frenalia = 1/1, Praeocularia = 1/2, Temporalia = 146/143 (ziemlich kleine Masseterica, links ist neben dem Massetericum ein fast gleich großes Temporale), Supralabialia vor und hinter dem Suboculare = 5/5 und 3/3, Submaxillaria = 6/6, Gularia = 46, Collaria = 13, Dorsalia in einer Querreihe = 98, Ventralia in einer Quer- und Längsreihe = 14 und 29, Femoralporen = 28/29, Subdigitallamellen = 39/39, Schuppen um den 6. Schwanzwirtel = 41, Schuppen zwischen den inneren Enden der Femoralporenreihen = 5, Praeanalia = 6.

Zwischen den Praefrontalia befindet sich ein zusätzliches unpaares Schildchen. Das Interparietale ist klein und rhombenförmig. Seine vordere Spitze schiebt sich zwischen die Frontoparietalia. Das Occipitale ist doppelt so breit und lang wie das Interparietale. Es bildet ein gleichschenkeliges Dreieck. Links am Außenrand des 3. und rechts an den Rändern des 3. und 4. Submaxillare einige vergrößerte Schuppen. Der Schwanz ist vom 22. Wirtel an regeneriert.

Die Grundfarbe ist stark verdunkelt, wobei Kopf, Nacken, Vorderkörper und Vorderbeine tiefschwarz sind. Die übrige Körperoberseite, einschließlich der Hinterbeine und des Schwanzes, ist dunkelbraun. Die Flanken sind etwas dunkler als der Rücken. Die Wangengegend ist beiderseits großflächig hellblau gefärbt. Die Kopfunterseite, Kehle, Hals- und Brustregion sind ebenfalls tiefschwarz. Gleich hinter dem Pileus befinden sich auf dem Nakken 5 winzige grünlichgelbe Spritzflecken. 8 mm hinter dem Rand des Pileus beginnt die 1., noch etwas undeutliche der auffälligen, unregelmäßigen, grünlichgelben Querbinden, die sich über die ganze Körperoberseite erstrecken. Bis zur Schwanzwurzel, wo sie plötzlich undeutlich werden, sind es insgesamt 19 auf der linken und 17 auf der rechten Körperseite. Vielfach sind gleichfarbige, unregelmäßige Flecken dazwischengeschoben. Die Querreihen und Flecken sind schwarz gesäumt. In Form hellbrauner Querflecken setzen sich diese Bänder undeutlich auf der Schwanzoberseite bis zum Beginn des Regenerates fort. Die Vorderbeine sind oberseits mit unregelmäßigen grünlichgelben Flecken bedeckt. Die Hinterbeine sind einfarbig. Über den Vorderbeinansätzen liegen jederseits 2 nicht sehr große, aber deutliche blaue Flecken, von denen die vorderen 4 und die hinteren 3 mm Durchmesser haben. Es folgen links noch 3 blaue Flecken und rechts noch 1, die sehr undeutlich sind. Am Rand zwischen den Dorsalia und den Ventralia befinden sich jederseits 6 auffällige hellblaue, hinten mehr gelbliche Flecken. Der ganze Bauch ist rauchfarben, hinten etwas heller als vorne. Die Oberschenkel und die Schwanzunterseite waren im Leben rötlich grundiert. Die Innenseiten der Vorderbeine sind schwarz. Auf den Unterarmen und im Handflächenbereich befinden sich große helle Flecken. Die Subdigitallamellen sind schwarz. Letzteres gilt auch für die Hinterfüße. Die Innenseiten der Unterschenkel sind ziemlich hell. Die Unterseite des Regenerates ist hell-dunkel längsgestreift.

Paratypen: 4,6 ZFMK 34801–10, Bajamar, Anaga-Halbinsel/Teneriffa (in Meereshöhe), leg. W. Bischoff & R. Hutterer 6. V. 1981; 1,2 1 subad. ZFMK 34811–14, Punta del Hidalgo, Anaga-Halbinsel (in Meereshöhe), leg. W. Bischoff & R. Hutterer 6. V. 1981; 0,1 1 subad. ZFMK 34798–99, oberhalb Taganana, Anaga-Halbinsel (360 m ü. M.), leg. W. Bischoff & R. Hutterer 6. V. 1981; 2,7 ZFMK 34784–92, Benijo, Anaga-Halbinsel (in Küstennähe), leg. W. Bischoff & R. Hutterer 5. u. 6. V. 1981; 1,0 1 subad. ZFMK 34782–83, El Bailadero, Anaga-Halbinsel (600 m ü. M.), leg. W. Bischoff & R. Hutterer 5. V. 1981; 0,6 ZFMK 34776–81, Igueste, Anaga-Halbinsel (in Küstennähe), leg. W. Bischoff & R. Hutterer 4. V. 1981; 2,4 2 subad. ZFMK 34766–73, Barrio de San Andrés, Anaga-Halbinsel (in Küstennähe), leg. W. Bischoff & R. Hutterer 4. V. 1981; 3 subad. ZFMK 34920–22, Umgebung des Flughafens Los Rodeos bei La Laguna (600 m ü. M.), leg. W. Bischoff & R. Hutterer 13. V. 1981; 1 subad. ZFMK 27156, 1 subad. ZFMK 29276, Umgebung des Flughafens Los Rodeos bei La Laguna (600 m ü. M.), leg. W. Bischoff 23. XI. 1978; 2,0 ZFMK 36294–95, Camino de San Nicolas bei Sauzal, leg. V. Voggenreiter 1968; 4,0 2 subad. 1 juv. ZFMK 22406–12, Puerto de Orotava (= Puerto de la Cruz), leg. A. Koenig III. 1889; 1,0 ZFMK 16332, 1,0 2 subad. ZMFK 17830–32, Puerto de la Cruz (Küstenbereich), leg. W. Bings VI. 1975; 0,1 ZFMK 29275, Orotava-Tal, leg.

W. Bings VI. 1979; 8,11 ZFMK 34824–42, 0,1 ZFMK 35235, Orotava-Tal, oberhalb Puerto de la Cruz, leg. W. Bischoff & R. Hutterer 7. u. 8. V. 1981; 0,1 MNHP 2743, Teneriffa, leg. A. Gallot vor 1839.

Bemerkungen zu den Paratypen: Die Größen und Proportionen sind in Tabelle 1 zu finden. Über die Variabilität der Pholidosemerkmale gibt Tabelle 2 Auskunft.

Gestreifte Jungtiere, die dem *galloti*-Typ entsprechen, treten sehr selten auf. Die Grundfarbe der Oberseite ist braun bis rotbraun. Die Supratemporallinien sind meist sehr undeutlich und nur in der Nackengegend zu erkennen. Die Rückenzone weist mehr oder weniger deutliche, unregelmäßige Querreihen kleiner heller Flecken auf. Die Flanken entlang erstreckt sich je ein dunkelbraunes Längsband, auf dem schon kleine blaue Ozellen erkennbar sein können. Der Pileus ist undeutlich dunkel vermiculiert. Weniger deutlich als bei *galloti* sind die hellen Flecken auf den Beinen. Die Unterseite entspricht der von *galloti,* mit grauer V-Zeichnung auf der Kehle. Jugendfärbung und -zeichnung bleiben bei den Weibchen weitgehend erhalten. Oft dunkelt die Grundfarbe aber deutlich nach. Die Querbänderung auf dem Rücken wird auffälliger und gibt den dominierenden Eindruck. Zuweilen findet man auch Tiere, die im Gesamteindruck mehr längsgestreift

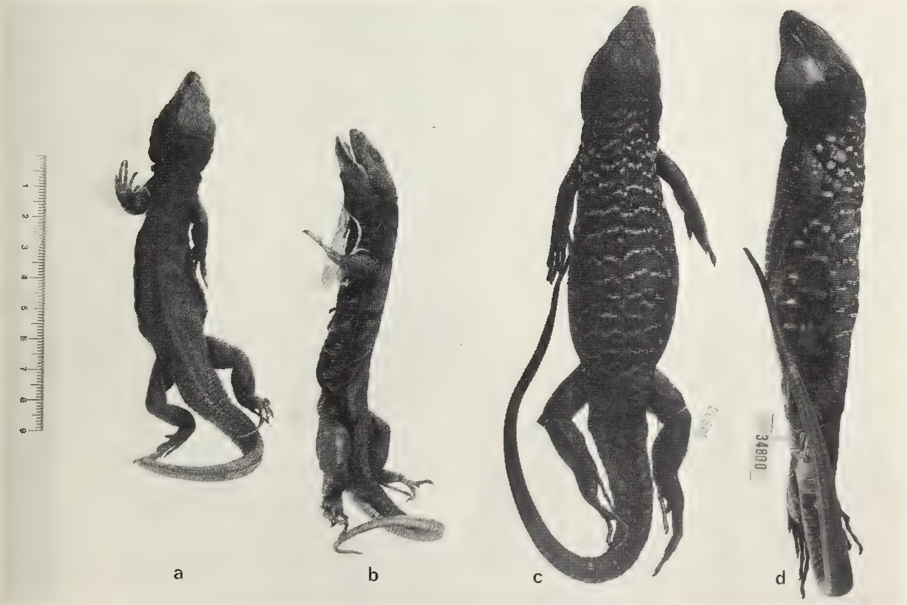


Abb. 2: Rücken- (a) und Seitenansicht (b) des Lectotypus von *Lacerta galloti* sowie Rücken- (c) und Seitenansicht (d) des Holotypus von *Gallotia galloti eisentrauti* ssp.n. Foto E. Schmitz, ZFMK.

Tabelle 1: Größenangaben und Proportionswerte von *Gallotia galloti*.

		galloti				*eisentrauti*				*gomerae*				*caesaris*				*palmae*			
		n	min.	Mit.	max.	n	min.	Mit.	max.	n	min.	Mit.	max.	n	min.	Mit.	max.	n	min.	Mit.	max.
Kopflänge (mm)	♂	19	20,4	27,9	32,5	19	27,5	31,5	34,1	15	20,4	24	28,3	14	17,8	20,6	29,5	13	21,7	26,8	30,9
	♀	19	17,5	21,3	26,8	23	19,5	23,1	26,6	6	18,2	19,2	20,4	10	14,6	16,1	17,1	9	18	21	23,6
Kopf-Rumpflänge (mm)	♂	19	82,7	107,8	122,9	19	107,3	120	135	15	83,6	92,8	106,5	14	70	80,1	111	13	82,6	104,5	114
	♀	19	73,5	90,5	115	23	76,5	97,5	112,1	6	75,6	79,6	87	10	58,4	65,5	75,6	9	74,6	88,6	102
Kopflänge/ Kopfbreite	♂	9	1,4	1,5	1,5	9	1,5	1,6	1,7	5	1,5	1,6	1,7	5	1,3	1,5	1,6	5	1,4	1,5	1,5
Kopflänge × 100/ Kopf-Rumpflänge	♂	19	23,7	25,8	27	19	24,7	26,3	29,4	15	23,1	25,8	27,2	14	22,9	25,7	26,6	13	24,5	25,7	27,1
	♀	19	22,4	23,6	25,7	23	21,8	23,7	25,9	6	22,6	24,2	26	10	22,6	24,7	26,6	9	22,8	23,7	25,6
Vorderbeinl. × 100/ Kopf-Rumpflänge	♂	9	32,1	34,9	37,1	9	31,8	33,6	36,7	5	32,6	35,3	37,9	5	27,3	31,4	34,6	5	33,3	33,9	34,4
Hinterbeinl. × 100/ Kopf-Rumpflänge	♂	9	51,6	56,6	62,5	9	51	54,9	58,5	5	56,3	58	60	5	51,4	55,6	58,8	5	56,5	56,9	59,2
Breite/Höhe des Anale	♂	9	1,2	1,5	2	9	1,1	1,5	2	5	1,3	1,7	2,3	5	1,4	1,7	2,3	5	1,5	1,6	1,7

Tabelle 2: Pholidosewerte von *Gallotia galloti.*

	galloti				*eisentrauti*				*gomerae*				*caesaris*				*palmae*			
	n	min.	Mit.	max.	n	min.	Mit.	max.	n	min.	Mit.	max.	n	min.	Mit.	max.	n	min.	Mit.	max.
Dorsalia	10	72	86,8	93	9	86	93,4	101	5	90	92,2	98	5	89	97	106	5	90	91,4	93
Ventralia l.	10	12	13,2	14	9	12	13,6	14	5	10	11,6	12	5	10	11,6	12	5		12	
Ventralia q.	10	27	29,3	30	9	28	29,3	31	5	28	29,2	30	5	27	28,4	29	5	28	29	30
Supralab. vor	20	4	5,1	6	18	5	5,1	6	10	4	5,1	6	10		5		10	5	5,2	6
hint. Suboc.	20	2	3	4	20	2	2,8	3	10	2	2,1	3	10		2		10	2	2,8	3
Supraciliargranula	19	6	9,8	13	18	6	10,5	13	10	7	9,1	10	10	7	8,8	12	9	8	9,3	10
Gularia	10	37	43,5	49	9	46	48,3	50	5	45	46,6	48	5	39	43	48	5	40	43,2	47
Submaxillaria	20	4,3	6	6,5	18	5,5	5,9	6,5	10	5,5	5,9	6	10		6		10	5,5	5,7	6,5
Temporalia	19	60	92,2	124	18	97	126,2	156	9	81	106,8	127	9	42	87,7	115	10	73	96,8	117
Femoralporen	20	21	24,8	28	20	26	28,3	32	10	26	28	31	10	26	28,8	32	10	23	25,3	31
Subdigitallamellen	19	33	35,9	39	19	35	37,4	40	9	34	36,4	41	9	33	35,1	38	10	33	35,2	37
Schuppen u. d. 6. Schwanzwirtel	10	37	40,4	46	10	34	42,2	46	4	40	43,5	47	5	40	43	47	5	39	40,4	43
Praeocularia	20	1	1,2	2	18	1	1,1	2	10	1	1,3	2	10	1	1,1	2	10		1	
Collaria	10	10	12,1	14	10	12	13,4	15	5	10	11	12	5	10	12	14	5	11	11,6	12
Schuppen zw. d. Femoralp.	10	2	3	5	10	3	4,1	5	5	3	3,4	4	5	4	4,4	5	5	2	2,6	3
Praeanalia	10	4	5,5	7	10	5	6,3	9	5	4	5,6	9	5	4	5	6	5	5	6,2	7

wirken, oder solche, die fast zeichnungslos sind und dann sehr blaß wirken. Die blauen Flankenflecken sind nicht sehr groß, sie liegen auf dem dunklen Seitenband. Kleinere blaue Flecken befinden sich auf den Bauchrandschildern. Die V-Zeichnung auf der Kehle ist immer erkennbar. Bei sehr alten Weibchen kann die Kopfgegend dunkler werden, und die Wangen bekommen einen blauen Schimmer. Der Kopf adulter Männchen ist immer tiefschwarz, oft auch die Nackengegend. Nach hinten wird die Oberseite allmählich braun. Das hinter dem Kopf beginnende, aus zahlreichen, unregelmäßigen, gelblichen oder grünlichen, schwarz eingefaßten Querbändern bestehende Rückenmuster ist meist sehr deutlich. Bei einigen Exemplaren ist es weniger auffällig, aber immer zu erkennen. Die blauen Flankenflecken sind selten groß, am größten immer über den Vorderbeinansätzen. Besonders auf den Vorderbeinen sind oft kleine gelbliche oder grünliche Flecken. Die Wangen sind leuchtend blau bis violett. Selten ist dieses Merkmal unauffällig, meist ziemlich groß und auffällig. Bei einigen Exemplaren können fast die ganzen Kopfseiten so gefärbt sein. Zuweilen hat das Massetericum die gleiche Farbe wie die Wangen. Auf den Bauchrandschildern befinden sich mehr oder weniger große blaue Flecken. Die Kehle ist schwarz. Die Unterseitenfärbung entspricht der der Nominatform.

Verbreitung: *Gallotia galloti eisentrauti* ssp. n. hat ihr Verbreitungszentrum auf der Anaga-Halbinsel und lebt auch auf den beiden, vor dem äußersten Nordosten Teneriffas im Meer liegenden Anaga-Felsen (Bings, 1980). Im Süden begrenzt die Stadt Sta. Cruz ihr Areal. Auch die Hochebene von La Laguna wird von ihr besiedelt. Sekundär hat sich diese Unterart die Nordküste entlang bis in die Gegend von Garachico ausgebreitet.

Derivatio nominis: Diese Unterart benenne ich nach Prof. Dr. Martin Eisentraut. Damit möchte ich ihn nicht nur zu seinem 80. Geburtstag ehren, sondern ihm auch meinen Dank für all die Unterstützung, die er mir zuteil werden ließ, bekunden. Und nicht zuletzt möchte ich auch betonen, daß das Studium seines Buches „Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln" (Eisentraut, 1949) für mich ein wesentlicher Auslöser dafür war, mich besonders mit Inseleidechsen zu befassen.

Diskussion

Es bleibt noch kurz die Frage zu diskutieren, wie die Beziehungen der beiden Unterarten der Kanareneidechsen von Teneriffa untereinander sowie zu den drei übrigen Unterarten zu bewerten sind. Hierzu ist es notwendig, die übrigen Unterarten kurz zu charakterisieren. Größen- und Proportionswerte sind Tabelle 1, Pholidosemerkmale Tabelle 2 zu entnehmen.

Gallotia galloti caesaris und *G. g. gomerae* sind stark verdunkelte Formen. Jungtiere und Weibchen sind stets deutlich längsgestreift und haben immer eine schwarze Kehle. Die alten Männchen sind meistens auf der Körperoberseite einfarbig schwarz. Querbänder kommen nie vor. Zuweilen können aber Reste der Längsstreifung erhalten bleiben. Die Flanken sind, wenn überhaupt, immer nur mit winzigen blauen oder grünlichen Flecken bedeckt. Größere blaue Flecken befinden sich nur auf den Ansätzen der Vorder- und Hinterbeine. — Aus diesem Grund können die seinerzeit von Böhme & Bischoff (1976) als *Lacerta galloti gomerae* bezeichneten Tiere nicht zu dieser Unterart gehören. Mit ihren großen blauen Flankenflecken und der relativen Einfarbigkeit der Weibchen gehören sie eindeutig zur Nominatform, die uns seinerzeit noch nicht in ihrer tatsächlichen Erscheinung bekannt war. — Die Bauchrandschilder sind mit kleinen blauen Flekken versehen (*gomerae*) oder teilweise auch großflächig blau (*caesaris*). Weibchen und Jungtiere von *G. g. palmae* sind entweder längsgestreift, wie *gomerae* und *caesaris,* nur in der Grundfarbe etwas heller, oder sie sehen Exemplaren von *G. g. eisentrauti* ssp. n. sehr ähnlich. Ihre Kehlen haben immer die V-Zeichnung. Der Kopf alter Männchen ist immer tiefschwarz, ebenso die Halsseiten. Der Nacken ist meist vom Pileusrand an mittelbraun gefärbt, wie die ganze übrige Körperoberseite. Selten ist der ganze Vorderkörper dunkel und wird allmählich nach hinten heller. Hinter den Vorderbeinansätzen beginnen die gelblichen oder grünlichen unregelmäßigen Querbänder, die erst im hinteren Körperabschnitt am deutlichsten sind. Die Flanken haben mittelgroße blaue Flecken. Sehr auffällig sind riesige hellblaue bis violette Flecken an den Wangen, die sich auf der Kehle nicht selten vereinigen. Auch sonst ist das Schwarz der Kehle nur als schmaler Streifen erkennbar.

Schon Bings (1980: 210) weist darauf hin, daß Teneriffa ursprünglich einmal aus mehreren kleinen Inseln bestanden haben soll. Diese Theorie geht von Fritsch & Reiss (1867) aus und wurde dann von Simony (1892: 328) und Evers (1964: 85) übernommen. Der letztgenannte Autor schreibt: „Auf dieser Insel gibt es drei Teile, wo sehr alte Basalte anstehen: Teno im N.W., Adeje im S.W. und Anaga im N.O. Der Rest der Insel (das Zentrum) ist von rezenten (quartären) Eruptiven bedeckt. Die Fauna der drei erwähnten Gebiete bietet Elemente, die nur auf diesen Inselteilen vorkommen. Die Annahme Simonys scheint deswegen berechtigt, daß es sich hier um drei frühere Inseln handelt, die durch die Entstehung des Vulkans Teide, der heute die Mitte der Insel krönt, zusammengefügt wurden." Neuerdings stellt man diese Theorie in Abrede (Machado, 1976: 391–92), bzw. sie wird in neueren geologischen Arbeiten überhaupt nicht erwähnt (Schmincke, 1976). Selbst wenn das Vorhandensein alter Basalte an mehreren Stellen Teneriffas als Erklärung für deren Ursprung aus mehreren Inseln nicht ausreicht, ist diese Theorie doch nicht völlig von der Hand zu weisen, denn es gibt zahlreiche Hinweise darauf, daß sich die einzelnen Inseln oder Teile von ihnen im Laufe der Zeit gesenkt oder gehoben haben (Hausen, 1956: 79, Evers et al., 1970: 174, Mitchell-Thomé, 1976 und Franz, 1980). Es ist z. B. also möglich, daß die Anaga-Halbinsel in der Vergangenheit im Bereich der Hochebene von La Laguna, die im Durchschnitt nur etwa 600 m über dem Meeresspiegel liegt, vom übrigen Teneriffa getrennt war. Die Unterschiede zwischen *Gallotia g. galloti* und *G. g. eisentrauti* ssp.n. sind so bedeutend, daß sich ihre Entstehung nur durch eine mögliche Teilung Teneriffas in der Vergangenheit erklären läßt. Dabei kann man für die Eidechsen die Isolationswirkung junger Lavaströme getrost vernachlässigen, die nach Machado (1976: 393) durch ihre einschneidende Wirkung bei Laufkäfern in ihrer Verbreitung zu Inseleffekten führen. Zahlreiche Beobachtungen auf den Kanaren zeigten, daß selbst junge Lavaströme schon nach kurzer Zeit von den Eidechsen besiedelt werden. Wie Altersangaben der Inseln bei Mitchell-Thomé (1976: 204) zeigen, sind Gomera und die alten Teile Teneriffas das alte Zentrum der vier westlichen kanarischen Inseln, wobei Gomera und das Anaga-Gebirge wohl mindestens 15 Millionen Jahre alt sind. Hausen (1956: 60 u. 79) hält es für wahrscheinlich, daß Gomera und die alten Teile Teneriffas ursprünglich einen gemeinsamen Landblock bildeten, der schließlich in mehrere Teile zerbrach, bzw. von dem Teile im Meer versanken. Wenn das so ist, ist wahrscheinlich die Anaga-Halbinsel als erste isoliert worden, denn die Eidechsen von dort weichen in ihrem Äußeren am meisten von den 3 Unterarten ab, die dieses alte Kernland besiedeln. Sie müssen sich demzufolge am frühesten isoliert haben. Erst weit später haben sich dann Gomera und vermutlich das gegenüberliegende Teno-Gebiet getrennt. Später wurde letzteres dann durch den Ausbruch des Cañadas-Vulkans wieder mit dem Anaga-Gebirge vereint, und die beiden Teneriffaeidechsen trafen sekundär aufeinander. In dieser Zeit bildeten sich die für die Eidechsen Gomeras charakteristischen Sondermerkmale heraus. Die beiden restlichen Westinseln, La Palma und Hierro, sind bedeutend jünger, nämlich nach Mitchell-Thomé (1976) nur knapp 2 Millionen Jahre. Bei Hierro zeigt die sehr große Ähnlichkeit der diese Insel bevölkernden *G. galloti caesaris* mit *G. galloti gomerae,* daß sie eindeutig von Gomera aus besiedelt worden ist. Neben vielen Gemeinsamkeiten dieser beiden Formen haben sich auf Hierro auch einige Sondermerkmale herausgebildet. So ist *caesaris* im Durchschnitt erheblich kleiner als *gomerae,* und die Blaufärbung der Bauchrandschilder ist im allgemeinen viel ausgeprägter. La Palma kann andererseits nur von Teneriffa aus besiedelt worden sein. Sehr auffällig sind die vielen äußeren Gemeinsamkeiten von *G. galloti palmae* mit *G. galloti eisentrauti* ssp.n. Da aber auch sehr viele Jungtiere und Weibchen dieser Unterart längsgestreift sind, ist zu vermuten, daß auch Eidechsen aus dem Südwesten Teneriffas La Palma erreicht haben. Gegen eine Besiedelung von Gomera aus spricht, daß Palma-Eidechsen immer deutlich erkennbare blaue Flankenflecken haben und bei den Weibchen und Jungtieren stets die V-Zeichnung auf der Kehle auftritt. Nie ist die Kehle einfarbig schwarz. Soweit diese kurze Diskussion der möglichen Ausbreitung von *Gallotia galloti.*

Wie stellt sich nun im Vergleich die Situation bei den 3 anderen Reptilienarten der 4 Westinseln dar? Skinke (*Chalcides viridanus*) und Geckos (*Tarentola delalandii*) von Teneriffa sind im Vergleich zu *G. galloti* noch sehr ungenügend untersucht, doch zeichnet sich zumindest bei den Geckos eine gewisse Differenzierung zwischen den Tieren vom Norden und Süden der Insel ab (Moody, mdl. Mitt.). Der Skink von Gomera ist vor einiger Zeit als selbständige Unterart (*Chalcides viridanus coeruleopunctatus*) erkannt und beschrieben worden (Salvador, 1975). Für den Gecko dieser Insel liegen die Verhältnisse ähnlich (Joger & Bischoff, in Vorber.). Unter diesen Voraussetzungen können die Skinke und Geckos von Hierro schlecht mit denen von Teneriffa unterartgleich sein, eine Vermutung, die auch schon von Bischoff, Nettmann & Rykena (1979: 164–65) ausgedrückt wurde. Diese Tiere werden Hierro kaum, im Gegensatz zur Eidechse, vom viel weiter entfernten Teneriffa aus erreicht haben. Das etwas abseits gelegene La Palma wurde nie von Skinken erreicht. Die Geckos dieser Insel zeigen keine Unterschiede zu denen von Teneriffa. Schließlich haben sich parallel zu *Gallotia galloti* auch noch die großen Eidechsen (*Gallotia simonyi, Lacerta goliath, L. maxima*), die heute zum Teil fossil sind, über die betreffenden Inseln verbreitet. Über die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Eidechsen zueinander ist sicher noch nicht das letzte Wort gesprochen. Von Teneriffa sind fossil bzw. subfossil Reste aller 3 Formen bekannt (Bravo, 1953). Von Gomera wurde aus der Gegend von Agulo ein großer subfossiler Kieferknochen bekannt (Boettger, 1873: 174), den Lehrs (1909: 13) zu *simonyi* stellt. Leider ist dieses wertvolle Stück heute verschollen. Doch befinden sich erfreulicherweise heute neue fossile bzw. subfossile Knochenreste von Gomera (*goliath* bzw. *simonyi*) im Museum Koenig, die ehemaliges Vorkommen großer Eidechsen auf dieser Insel erneut belegen. Von Hierro ist *G. simonyi* subfossil (Böhme et al., 1981) und rezent (Böhme & Bings, 1975 und 1977) bekannt. Schließlich berichtet Bravo (1953: 22), daß Reste von *L. goliath* bei Los Llanos de Aridane auf La Palma gefunden worden seien, womit auch die großen Eidechsen von allen 4 Inseln bekannt sind.

Es zeigte sich, glaube ich, daß es nicht angebracht ist, die Herpetofauna einer Kanareninsel völlig isoliert von den Nachbarinseln zu betrachten. Nicht zuletzt dieser Vergleich zeigt, daß die Kanareneidechse auf Teneriffa aus 2 deutlich unterscheidbaren Unterarten besteht. Davon ausgehend liegt die Vermutung nahe, daß Teneriffa zeitweilig aus mindestens 2 getrennten Inseln bestanden haben muß.

Danksagung

Diese Arbeit wurde mir dadurch sehr erleichtert, daß ich in anregenden Gesprächen mit meinen Freunden Werner Bings und Dr. Wolfgang Böhme, Bonn, sowie Hans-Konrad Nettmann und Silke Rykena, Bremen, wertvolle Hinweise bekam.

Fräulein Ursula Bott und Herr Dr. Klaus Busse, Bonn, übersetzten mir zahlreiche fremdsprachige Textstellen. Herr Prof. Dr. E. R. Brygoo, Paris, stellte mir die Syntypenserie von *Lacerta galloti* aus dem Muséum National d'Histoire Naturelle zur Verfügung. Von Herrn Dr. V. Voggenreiter, Bonn, erhielt ich für mich schwer erreichbare Literatur. Herr Dr. Rainer Hutterer, Bonn, unterstützte mich tatkräftig beim Sammeln der Eidechsen während unserer Exkursion auf die Kanarischen Inseln im Mai/Juni 1981. Allen Genannten sei an dieser Stelle gedankt.

Zusammenfassung

Die Insel Teneriffa (Kanarischer Archipel) wird von zwei Unterarten von *Gallotia galloti* bewohnt, von denen die Nominatform im Zentrum und im Süden lebt. Für sie wird ein Lectotypus designiert, und die terra typica wird auf das Tal von Güimar restringiert. Die größere und buntgefärbte Form der Anaga-Halbinsel und der Nordküste wird als *Gallotia galloti eisentrauti* ssp.n. (terra typica Bajamar) beschrieben. Das Vorkommen zweiter distinkter Unterarten, die auch sekundäre Kontaktzonen ausbilden, wird historisch diskutiert und stützt die Hypothese, daß Teneriffa ursprünglich aus mindestens zwei getrennten Teilen bestanden hat. Die Verbreitung von *G. galloti* auf den vier westlichen Kanaren-Inseln Teneriffa, Gomera, Hierro und La Palma wird mit derjenigen anderer Echsenarten dieser Inseln vergleichend diskutiert.

Summary

The island of Tenerife (Canarian archipelago) ist inhabited by two subspecies of *Gallotia galloti.* By designation of a lectotype and restriction of the type locality to the valley of Güimar the nominate subspecies is shown to exist in the southern and central parts of the island, whereas the bigger and more colourful form, described here as *Gallotia galloti eisentrauti* ssp.n. (type locality Bajamar), is inhabiting the Anaga peninsula and the North coast. The occurence of two distinct subspecies forming also secondary contact zones is interpreted historically and supports the hypothesis that Tenerife originally consisted of at least two separated parts. The distribution of *G. galloti* on the four western Canary islands Tenerife, Gomera, Hierro and La Palma is comparatively discussed in respect to the chorological pattern of the other lizard species of these islands.

Resumen

La isla Tenerife (Islas Canarias) es habitada por dos subespecies de *Gallotia galloti* de las cuales la subespecie *Gallotia galloti galloti* ocupa la zona del centro y del sur. Se designa un lectotipo para ésta, restringiendo su tierra típica al valle de Güimar. La forma más grande y coloreada de la península Anaga y de la costa del Norte es descrita como *Gallotia galloti eisentrauti* ssp.n. (tierra típica Bajamar). Se discute el devenir histórico que puede haber hecho surgir dos especies diferente con zonas de contacto secundario, lo que apoya la hipótesis de que Tenerife originariamente estaba dividida en por lo menos dos islas. Se compara la distribución de *G. galloti* de las cuatro islas occidentales: Tenerife, Gomera, Hierro y La Palma con la distribución de otras especies de lagartos de estas islas.

Literatur

Arnold, E. N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta, Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.), 25 (8): 291–366.

Bedriaga, J. v. (1886): Beiträge zur Kenntnis der Lacertiden-Familie (*Lacerta, Algiroides, Tropidosaura, Zerzumia* und *Bettaia*). — Abh. Senck. naturf. Ges., 14: 1–428.

Bings, W. (1980): Herpetologische Studien auf Teneriffa (Kanarische Inseln). — Salamandra, 16 (4): 203–214.

Bischoff, W. (1971): *Lacerta g. galloti* Duméril & Bibron 1839, die Eidechse von Teneriffa. — Aquar. Terrar., 18: 308–311.

—, H.-K. Nettmann & S. Rykena (1979): Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. — Salamandra, 15 (3): 158–175.

Böhme, W., & W. Bings (1975): Zur Frage des Überlebens von *Lacerta s. simonyi* Steindachner (Sauria: Lacertidae). — Salamandra, 11: 39–46.

— & — (1977): Nachträge zur Kenntnis der kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi*-Gruppe) (Reptilia, Sauria, Lacertidae). — Salamandra, 13: 105–111.

— & W. Bischoff (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. — Salamandra, 12: 109–119.

—, —, H.-K. Nettmann, S. Rykena & J. Freundlich (1981): Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia: Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarische Inseln. — Bonn, zool. Beitr., 32 (1–2): 157–166.

Boettger, C. R., & L. Müller (1914): Preliminary notes on the local races of some Canarian lizards. — Ann. Mag. nat. Hist., (8) 14: 67–78.

Boettger, O. (1873): Reptilien von Marocco und den canarischen Inseln. — Abh. Senck. naturf. Ges., 9: 121–191.

Boulenger, G. A. (1887): Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History), ed. 2, vol. 3 — London.

— (1920): Monograph of the Lacertidae, vol. 1. — London.

Bramwell, D., & Z. Bramwell (1974): Wild flowers of the Canary Islands. — Tenerife.

Bravo, T. (1953): *Lacerta maxima* n.sp. de la fauna continental extinguida en el Pleistoceno de las Islas Canarias. — Est. geol. Inst. Invest. geol. Lucas Mallada, 9: 7–34.

Carnero, A., & F. Perez Padron (1977): Los lagartos de las islas Canarias. — Bol. Ina-Crida (Canarias), 11: 248–253.

Cyrén, O. (1934): Zur Kenntnis der Lacertiden der Iberischen Halbinsel und Makaronesiens. — Göteb. k. Vet.-Vitt.-Samh. Handl., Ser. B, 4 (1): 1–64.

Duméril, A.M.C., & G. Bibron (1839): Erpétologie génerale ou Histoire naturelle complète des Reptiles. 5. — Paris.

Eisentraut, M. (1949): Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. — Mitt. zool. Mus. Berlin, 26: 1–225.

Evers, A.M.J. (1964): Das Entstehungsproblem der makaronesischen Inseln und dessen Bedeutung für die Artentstehung. — Entomol. Bl., 60 (2): 81–87.

—, K. Klemmer, I. Müller-Liebenau, P. Ohm, R. Remane, R. z. Strassen & D. Sturhan (1970): Erforschung der mittelatlantischen Inseln. — Umschau, 70 (6): 170–176.

Franz, H. (1980): Nachweis eines holozaenen höheren Meeresstandes an der Ostküste der Insel Hierro (Kanarische Inseln). — Vieraea, 9 (1979) (1–2): 79–82.

Fritsch, K. v. (1870): Über die ostatlantischen Inselgruppen. — Ber. Senck. naturf. Ges., 1870: 72–113.

— & W. Reiss (1867): Geologische Beschreibung der Insel Tenerife. — Winterthur.

Gervais, P. (1836–54): Reptiles des Iles Canaries. — In: Webb, P. B., & S. Berthelot: Historie naturelle des Iles Canaries, 2: 2–5. — Paris.

Hausen, H. (1956): Contrubutions to the geology of Tenerife. — Comment. phys.-math. Soc. Sci. fenn., 18 (1): 1–247.

Klemmer, K. (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — In: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 433–456. — Den Haag.

Kunkel, G. (1980): Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt. — Stuttgart & New York.

Lehrs, P. (1909): Studien über Abstammung und Ausbreitung in den Formenkreisen der Gattung *Lacerta* und ihrer Verwandten. — Zool. Jb. Syst., 28: 1–38.

— (1914 a): *Lacerta caesaris*, sp.n. — Abstr. Proc. zool. Soc. London, 134: 41.

— (1914 b): Description of a new lizard from the Canary Islands. — Proc. zool. Soc. London, 1914: 681–684.

Machado, A. (1976): Introduction to a faunal study of the Canary Islands' Laurisilva with special reference to the ground-beetles. — In: Biography and ecology in the Canary Islands, 347–411. — Den Haag.

Mertens, R. (1934): Die Insel-Reptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung. — Zoologica, 84: 1–209.

— (1942): *Lacerta goliath* n.sp., eine ausgestorbene Rieseneidechse von den Kanaren. — Senckenbergiana, 25: 330–339.

Mitchell-Thomé, R. C. (1976): Geology of the middle atlantic islands. — Beitr. reg. Geol. Erde, 12: 1–382.

Peters, G. (1961): Die Perleidechse *(Lacerta lepida* Daudin) gehört zum Sugenus *Gallotia* Boulenger. — Mitt. zool. Mus. Berlin, 37 (2): 272–285.

Peters, W., & G. Doria (1882): Note erpetologiche e descrizione di una nuova specie di *Lacerta* delle Isole Canarie. — Ann. Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria, 18: 431–434.

Salvador, A. (1974): Guia de los Anfibios y Reptiles Españoles. — Madrid.

— (1975): Los Eslizones de la Isla de Gomera. — Bol. Est. centr. Ecol., IV (8): 83–85.

Schenkel, E. (1901): Achter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Baseler Museums. — Verh. naturf. Ges. Basel, 13: 142–199.

Schmincke, H.-U. (1976): The geology of the Canary Islands. — In: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 67–184. — Den Haag.

Simony, O. (1892): Die Canarischen Inseln, insbesondere Lanzarote und die Isletas. — Schr. Ver. Verbr. naturw. Kennt. Wien, 32: 325–398.

Steindachner, F. (1889): [Über eine von Prof. O. Simony auf den Roques del Zalmor bei Hierro (Canarische Inseln) entdeckte neue Eidechsenart von auffallender Größe, *Lacerta simonyi* Steind., ...] — Anz. Akad. Wiss. Wien, 1889: 259–263.

— (1891): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Ann. k. k. Hofmus. Wien, 6: 287–306.

Voggenreiter, V. (1974): Geobotanische Untersuchungen an der natürlichen Vegetation der Kanareninseln Tenerife (Anhang: Vergleiche mit La Palma und Gran Canaria) als Grundlage für den Naturschutz. — Diss. bot., 26: 1–718.

Anschrift des Verfassers: Wolfgang Bischoff, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Die Fühlerkäfer Kameruns (Coleoptera, Carabidae, Paussinae)

von

PETER NAGEL

Universität des Saarlandes, Lehrstuhl für Biogeographie, Saarbrücken

Inhalt

Fühlerkäfer des Adamaoua-Hochlands, mit *Heteropaussus bruecklei* sp. n.
Bestimmungstabellen Kameruner Fühlerkäfer
Alphabetischer Katalog der Kameruner Fühlerkäfer, mit *Paussus eisentrauti* sp. n.
Zoogeographische Aspekte der Kameruner Fühlerkäferfauna
Zusammenfassung, Summary
Literatur

Fühlerkäfer des Adamaoua-Hochlands

In Adamaoua werden seit Januar 1979 unter Leitung von Prof. Dr. Paul Müller, Lehrstuhl für Biogeographie der Universität des Saarlandes, im Auftrag der Deutschen Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), Eschborn, ökologische Untersuchungen zur Kontrolle des Einflusses von Insektizidapplikationen gegen die Tsetsefliege durchgeführt. Im Rahmen dieses Ökologie-Projektes erfolgten unter anderem auch umfangreiche Arthropoden-Erfassungen. Die hieraus resultierende Fühlerkäferausbeute soll im folgenden vorgestellt werden.

Soweit bei der anschließenden Aufzählung nicht anders vermerkt, stammen sämtliche Tiere von Lichtfängen mit einer 250 W-Quecksilberdampf-Lampe, ca. 20 km südlich von Minim, in 1 200 m Höhe (6.49 N, 12.52 E), leg. Flacke & Nagel (19.–25. III. 1979: leg. Flacke, Müller & Nagel). Der Standort liegt an einem flachen Südosthang in einem Baumsavannengebiet, das von relativ schmalen, scharf von den offenen, regelmäßig gebrannten Savannenbereichen abgesetzten Galeriewäldern durchzogen ist. Eine ausführliche Standortbeschreibung findet sich in Müller, Nagel & Flacke (1980 a), Kurzfassungen mit Vegetationsprofil in Müller, Nagel & Flacke (1980 b, 1981).

Im folgenden sind in systematischer Reihenfolge die Arten kommentiert aufgelistet (sofern nicht anders vermerkt, befindet sich sämtliches Material in meiner Sammlung).

Cerapterini

1. ***Carabidomemnus mollicellus* Dhn.** — 1 ex.: 20 km S Minim, 20. XI. 1979.

2. ***Cerapterus denoiti* Wasm. (forma typica).** — 1♀: Ngaoundere, X. 1980, leg. Dr. W. Th. Fehringer. Das Tier flog abends an die beleuchtete Hauswand.

3. ***Cerapterus horni* Rchsp.** — 13 ♂: 20 km S Minim, 24.+25. III. 1979; 2 ♂: dto., in automatischer Leuchtfalle mit 75 W-Mischlichtlampe, 31. III. 1979.

Über die Zuordnung dieser Tiere zu *C. horni* oder *C. lafertei* war ich mir lange Zeit im unklaren. Nach Luna de Carvalho's (1961) Angaben zeichnet sich *horni* gegenüber *lafertei* durch die geringere Körpergröße (9,5–10,5 mm bei *horni* zu 10,5–12 mm bei *lafertei),* kleineres Längen-Breiten-Verhältnis der Fühlerkeule (2,3 bei *horni* zu 2,4 bei *lafertei)* und größeres Breiten-Längen-Verhältnis des Pronotums (2,0–2,2 bei *horni* zu 1,8–2,0 bei *lafertei)* aus. Kolbe (1928) betonte bereits die relativ kürzeren und breiteren Fühler von *horni,* im Gegensatz zu dem ihm in einem Typenexemplar vorliegenden *lafertei* sowie seinem *leoninus. C. leoninus* wiederum hat relativ kürzere und breitere Fühler als *lafertei,* ein schmaleres Pronotum als dieser sowie einen etwas längeren inneren Ramus der elytralen Hakenfigur als *lafertei* (Kolbe 1928). Die von uns in Adamaoua gefangengen Tiere weisen folgende Werte auf: Fühlerkeule: Länge/Breite = 2,1–2,4; mittleres Fühlerglied: Breite/Länge = 5,4; Pronotum: Breite/Länge = 1,6–1,7; Gesamtlänge: 9,5–10,5 mm.

Aus Kaduna, Nigeria, liegt mir aus der Zoologischen Staatssammlung München ein ♂ vor, das sich äußerlich morphologisch durch eine von der Humeralgegend bis zum Scutellum reichende lockere Behaarung von den Adamaoua-Tieren unterscheidet, da bei diesen die Elytrenseiten nur bis einschließlich des Schulterbereichs behaart sind. Weiterhin ist der innere Ast der hellen Elytrenzeichnung bei diesem nigerianischen Exemplar etwas stärker keulenförmig verdickt. Die einzelnen Fühlerglieder sind deutlich schmaler und länger als bei den Adamaoua-Exemplaren. Im einzelnen zeigt es folgende Werte: Fühlerkeule: Länge/Breite = 2,53; Mittleres Fühlerglied: Breite/Länge = 4,6; Pronotum: Breite/Länge = 1,75; Gesamtlänge: 10 mm. Dieses Exemplar aus Nigeria interpretiere ich als *C. lafertei,* da es für *leoninus* zu klein ist und ein zu breites Pronotum aufweist. Trotz Luna de Carvalho's (1961) Angabe über das breitere Pronotum von *horni* gegenüber *lafertei* beziehe ich die Adamaoua-Exemplare auf erstere Art, da bereits Kolbe (1928) auf *horni*-Exemplare mit schmäleren Halsschilden hinwies und die Fühlerkeulenform wohl ausschlaggebend ist.

Heteropaussini

4. ***Heteropaussus basilewskyi* Luna de Carv.** — 4 ♂ : 20 km S Minim, 30. III. + 2. IV. 1979; 3 ♂ : dto., 31. III. + 3. IV. 1979, in automatischer Leuchtfalle mit 75 W-Mischlichtlampe. Dies ist der erste Fund dieser Art nach der Erstbeschreibung durch Luna de Carvalho (1951), dem ein Exemplar ohne Fundortbezeichnung vorlag. Anläßlich eines Besuches bei Herrn Ed. Luna de Carvalho konnten die Adamaoua-Tiere mit dem in seiner Sammlung befindlichen Holotypus verglichen werden, was die Identität mit *basilewskyi* bestätigte.

5. ***Heteropaussus bruecklei* sp. n.** (Abb. 1)

Holotypus: ♂ ; Adamaoua, ca. 20 km S von Minim, 1 200 m (6.49 N, 12.52 E), 7. III. 1979, leg. Flacke & Nagel.

Diese Art ist Herrn Dr. med. vet. Fritz Brückle, GTZ, Eschborn, gewidmet, ohne dessen Engagement für die „Einrichtung einer ökologischen Kontrolleinheit" im Rahmen von Tsetsefliegen-Bekämpfungsprojekten unser Einsatz in Adamaoua nicht zustande gekommen wäre und der darüber hinaus unsere Arbeit jederzeit mit Interesse verfolgte und unterstützte.

Das einzige bekannte Exemplar, der Holotypus, ist rotbraun, die Elytren sind gelbbraun mit schwarzer, hufeisenförmiger Zeichnung. Fühlerkeule

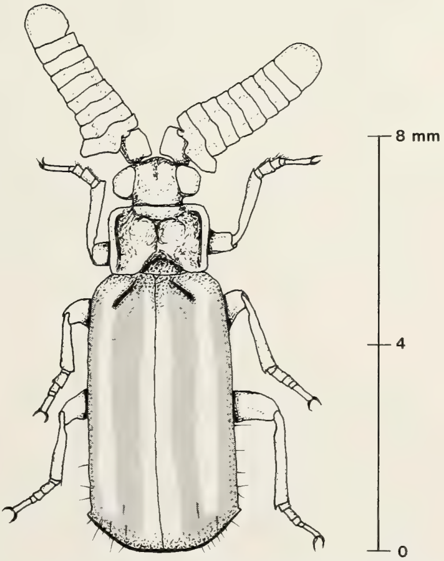


Abb. 1: *Heteropaussus bruecklei* sp. n., Holotypus.

fast parallel, ganz schwach zum Apex konvergierend, knapp 3,5mal so lang wie breit, mittlere Fühlerglieder mehr als 3mal so breit wie lang; Fühlerkeule glänzend, besonders zu den Rändern fein und relativ dicht granuliert (♂ !); im Gegensatz zu *basilewskyi* sind an den Rändern keine abstehenden Härchen zu erkennen. Kopf oben matt durch dichte, fein rugose Punktur auf chagriniertem Untergrund. Pronotum rechteckig, quer, ohne vorragende Ecken; im Gegensatz zu *basilewskyi* bei gleichem Grundmuster wesentlich stärker skulptiert: die beiden medianen Beulen sind viel höher, durch eine tiefe Mittelfurche stärker voneinander getrennt, und die marginalen Längsfurchen sind viel tiefer und schärfer von der Seitenrandung abgesetzt; das subbasale Trichombüschel ist schwächer ausgeprägt als bei *basilewskyi*, aber von oben erkennbar; gesamtes Pronotum ohne längere Haare, mattglänzend, auf schwach chagriniertem Untergrund nur staubartig fein behaart, nur im Bereich der Hinterecken matt und fein rugos punktiert. Elytren auf glänzendem Untergrund dicht, scharf eingestochen punktiert, diese Einzelpunkte relativ groß; ohne Spur von Rippen; dünne, längere abstehende Härchen befinden sich im hinteren Drittel des Flügeldeckenseitenrandes (je 3–4, „series umbilicata") sowie am Apex im hinteren Fünftel der Elytren (je ca. 10). Pygidium mattglänzend, sehr dicht und fein rugos punktiert, mit zerstreuten, fast anliegenden kurzen Härchen. Beine schlank, von normaler *Heteropaussus*-Form, aber Mitteltarsen zwar ebenfalls wie bei *basilewskyi* mit (wenn auch kleinerer) schwammiger Sohle, aber fast nicht erweitert! Gesamtlänge (Clypeus bis Apex der Elytren): 7,7 mm.

Seine Kleinheit und gedrungene Gestalt zeichnet diese neue Art gegenüber den verwandten Arten ohne deutliche Elytrenrippen aus.

Ceratoderini

6. ***Paussomorphus pauliani* Rchsp.** — 1 ex: 20 km S Minim, 4. IV. 1979. Im Gegensatz zu den meisten übrigen Fühlerkäfern unserer Aufsammlungen wurde dieses Tier nicht am Licht, sondern tagsüber im Savannenbereich auf dem Boden laufend gefunden.

Paussini

7. ***Paussus benoiti* Janss.** — 1 ♂, 2 ex. sex. indet.: 20 km S Minim, 8. III. 1981. Alle drei Exemplare wurden in unmittelbarer Nähe des Camps unter einem Stein (∅ ca 50 cm) zusammen mit kleinen schwarzen Ameisen um 10 Uhr vormittags gefunden. Puppen und Larven waren nicht zu entdecken. Da der Fundplatz in unmittelbarer Nähe des Leuchttuchs liegt (ca 40 m entfernt), diese Art jedoch trotz täglichen Lichtfangs niemals am Tuch gesammelt werden konnte, scheint diese Art zumindest während der Trockenzeit und

der unmittelbar anschließenden humideren Wochen nicht ans Licht zu fliegen!

8. *Paussus bituberculatus* Kolbe. — 1♀: 20 km S Minim, 15. III.–6. IV. 1979, in Bodenfalle im Savannenbereich am Galeriewaldrand.

Seit der Erstbeschreibung durch Kolbe (1896) kenne ich keine weitere Meldung dieser Art, was wohl mit der ungenügenden Beschreibung und auch der Seltenheit dieser Gruppe von winzigen Fühlerkäfern zusammenhängt. Alle von Kolbe (1896) erwähnten Charakteristika stimmen auf das vorliegende Tier. Von den ähnlichen Arten könnte es sich nur noch um *P. bicornis* Wasm. handeln. Dank der Hilfsbereitschaft von Herrn Dr. P. Basilewsky, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, liegt mir ein zweites Weibchen dieser Artengruppe aus der Elfenbeinküste vor, das mit der Beschreibung von *bicornis* völlig übereinstimmt, aber eine deutlich andere Art als das Adamaoua-Tier darstellt. Da es sich bei *bicornis* und *bituberculatus* um sehr ähnliche Arten handelt, die bisher kaum bekannt waren, gebe ich im folgenden einen Vergleich der trennenden Merkmale anhand der beiden Weibchen (Abb. 2):

Paussus bicornis Wasm. ♀; Toumodi, Côte d'Ivoire	*Paussus bituberculatus* Kolbe ♀; 20 km S Minim, Kamerun
Fühlerkeule stark abgeplattet	oberer Rand der posterioren Aushöhlung deutlich aufgewölbt
Oberseite der posterioren Ausrandung der Fühlerkeule nach hinten gerückt, wodurch der freiliegende Unterrand nur relativ schmal wird	Oberrand der posterioren Aushöhlung stärker nach vorn versetzt, wodurch der freiliegende Unterrand relativ breit wird
Prothorax gestreckt	Prothorax relativ kürzer und breiter
Elytren nur mit winzigen, anliegenden zerstreuten Härchen	Elytren deutlicher behaart durch etwas längere, schräg abstehende, zerstreute Härchen

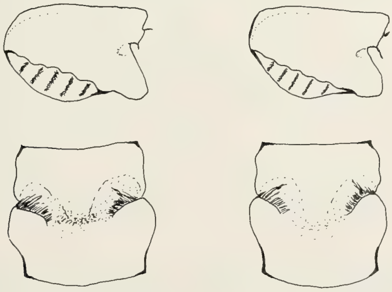

bituberculatus bicornis

Abb. 2: Linke Fühlerkeule und Prothorax von *Paussus bituberculatus,* ♀, S Minim, Kamerun, und *Paussus bicornis,* ♀ Toumodi, Côte d'Ivoire.

Das von Reichensperger (1932) aus Blukwa (Zaire) als *bicornis* gemeldete und abgebildete Tier paßt von der Länge des Prothorax durchaus auf diese Art. Allerdings stimmt der stark zurückversetzte Oberrand der Fühlerkeulenaushöhlung nicht damit überein. Da es sich jedoch um ein Männchen handelt (vgl. Reichensperger 1932, S. 259 unten u. Abb. 2, S. 259), ist mit diesem Unterschied wohl der Sexualdimorphismus charakterisiert.

9. *Paussus humboldti* ssp. *pilosus* Rchsp. — 13 ♂ : 20 km S Minim, 24. III.–4. IV. 1979.

10. *Paussus dissimulator* Rchsp. — 131 ♂, 15 ♀: 20 km S Minim, 15. II.–6. IV. 1979; 5 ♂ : dto., 18.–22. XI. 1979; 1 ♂ : dto., 10. II. 1980; 1 ♂ : Ngaoundere, 30. IV. 1981, leg. Dr. W. Th. Fehringer.

Bisher waren von dieser Art nur sechs Individuen bekannt (Nagel 1977). Der mengenmäßig große Fang in Adamaoua zeigt, daß *dissimulator* anscheinend keineswegs durchgängig selten ist, sondern daß es sich lediglich um eine nur lokal häufige Art handelt. Zum ersten Mal wurden nun auch Weibchen bekannt, die sich von den Weibchen des *sphaerocerus* nur durch die spezifischen, in der Revision (Nagel 1977) angegebenen Merkmale unterscheiden. Sämtliche nun vorliegenden *dissimulator*-Exemplare besitzen einen mittleren bis langen Hinterrandkiel der Fühlerkeule, so daß es sich hierbei wohl um ein konstantes Merkmal handelt. Im Gegensatz hierzu gibt es bei *sphaerocerus* sämtliche Übergänge zwischen langem Hinterrandkiel und vollständigem Fehlen desselben. Die früher publizierte Fundortkarte (Nagel 1977) ließ noch vermuten, daß *sphaerocerus* und *dissimulator* allopatrisch verbreitet sind. Durch den Fund in Adamaoua, mitten im Areal von *sphaerocerus*, ist der Artstatus beider Spezies nun zumindest als der wahrscheinlichste anzusehen.

11. *Paussus cilipes* ssp. *hirsutus* Raffr. — 64 ♂ : 20 km S Minim, 22. II.–6. IV. 1979; 1 ♂ : dto., 24. XI. 1979; 2 ♂ : dto., 16. + 28. II. 1980; 4 ♂ : dto., 24. II.–9. III. 1981. Die meisten Exemplare weisen die typische Elytrenbehaarung von *hirsutus* auf, während nur einzelne Tiere schwächer mit den dicken, charakteristischen Borsten auf den Elytren besetzt sind. Wie auch bei den *hirsutus*-Exemplaren aus Zaire (Nagel 1977) ist die Fühlerkeule gegenüber den ostafrikanischen Tieren relativ länger und flacher. Bezüglich des Status von *hirsutus* siehe Fußnote 4, S. 397.

12. *Paussus bayoni* Gestro. — 12 ♂, 3 ♀: 20 km S Minim, 8. III.–2. IV. 1979. Dieser Fund aus Adamaoua vermittelt topographisch zwischen den bisher durch eine Verbreitungslücke getrennten Vorkommen aus Westafrika und Uganda. Das Stirnhorn ist bei allen Tieren nur durch eine sehr schwache Erhebung angedeutet. Die Fühler sind zum Apex deutlich gekeult, allerdings ohne den gewellten Seitenrand zu zeigen, der bei Tieren aus Uganda festzustellen ist (Nagel 1977). Morphologisch ähneln also die Fühlerkeulen mehr denjenigen der Tiere aus Ostafrika als denen aus Westafrika. Dennoch erscheint auch nach diesen Funden eine Trennung in zwei Unterarten nicht gerechtfertigt.

13. *Paussus arabicus* Raffr. — 73♂, 19♀: 20 km S Minim, 31. I.–5. IV. 1979; 1♂, 2♀: dto., 18.–26. II. 1980; 9♂, 2♀: dto., 25. II.–19. III. 1981.

Bestimmungstabellen Kameruner Fühlerkäfer

I. Bestimmungstabelle der in Kamerun vertretenen Gattungen der Fühlerkäfer

1. Flagellum mit 9 Gliedern[1]) .... 2.
— Flagellum eingliedrig[1]) .... 4.
2. Flagellum parallel oder zur Basis verschmälert; Pronotum einfach, ohne starke Erhebungen oder Vertiefungen; Prothorax und Elytren ohne Trichombüschel .... 3.
— Basales Flagellumglied immer deutlich breiter als die folgenden (Abb. 3); Pronotum stark skulptiert (Abb. 4); Prothorax mit Basal- und Elytren mit Humeraltrichom: *Heteropaussus*
3. Flagellum lang und schmal; Tarsen kaum kürzer als die Tibien; Nahtstreifen nur bis zur Elytrenmitte reichend: *Carabidomemnus*
— Flagellum breit, stark abgeflacht; Tarsen kaum länger als die stark erweiterten Tibien breit; Nahtstreifen fast den Elytrenhinterrand erreichend: *Cerapterus*
4. Antennen sehr kurz, fast vollständig auf der Kopfunterseite einlegbar; Kopf ohne Halsabschnürung: (noch nicht aus Kamerun bekannt: *Hylotorus*)
— Antennen frei abstehend; Kopf hinter den Augen mehr oder weniger deutlich verengt .... 5.
5. Ventrales Stridulationsorgan fehlend: *Paussomorphus* (in Kamerun nur eine Art: *P. pauliani*)
— Ventrales Stridulationsorgan (Metafemur/2. Sternit) vorhanden: *Paussus*

II. Bestimmungstabelle der Kameruner Arten der Gattung *Carabidomemnus*

1. 1. Glied der Fühlerkeule von gleicher Größe wie die folgenden (Subgenus *Carabidomemnus*); 7–8,5 mm: *mollicellus*

---

[1]) Der bei allen Paussinae nur ringförmig erhaltene Pedicellus ist hierbei nicht mitgezählt (vgl. Abb. 5–7 bei Nagel 1980).

— 1. Glied der Fühlerkeule kürzer als die folgenden .... 2.

2. Basales Glied der Antennenkeule fast dreieckig, etwas kürzer und viel schmaler als die folgenden (Subgenus *Carabidodoxus*) .... 3.

— Basales Glied der Antennenkeule von gleicher Breite, aber nur halb so lang wie die folgenden (Subgenus *Carabidomimus*); 7,5–9,5 mm: (bisher noch nicht in Kamerun nachgewiesen: *reichenspergeri*)

3. Pronotum quer; 1. Keulenglied von zwei Drittel der Breite und einem Drittel der Länge des folgenden; 4,5 mm: *vaticinus*

— Pronotum quadratisch oder länger als breit .... 4.

4. 7 mm; Pronotum fast so lang wie breit; Elytren mit größeren Punkten zerstreut besetzt: *besucheti*

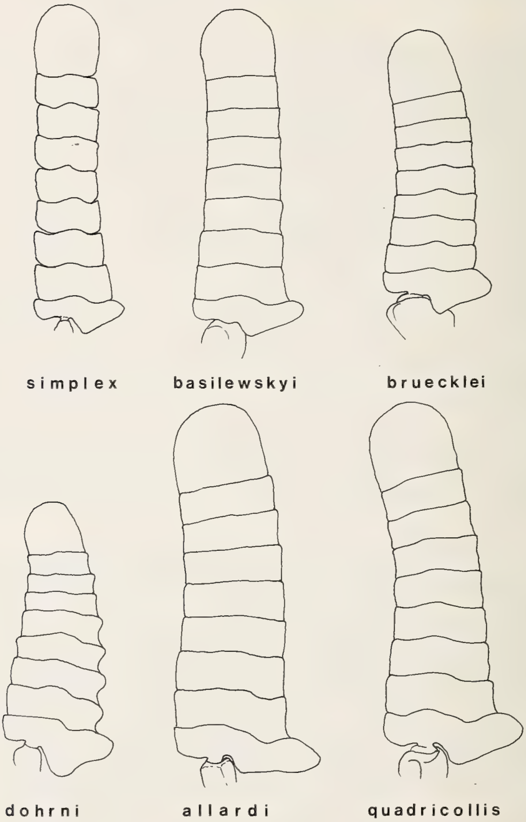


Abb. 3: Rechte Fühlerkeule der ♂ der in Kamerun nachgewiesenen und zu erwartenden *Heteropaussus*-Arten: *H. simplex* (nach Luna de Carvalho 1965 a); *H. basilewskyi,* S Minim, Kamerun (Orig.); *H. bruecklei* sp. n., Holotypus; *H. dohrni,* Makokou, Gabon (Orig.); *H. allardi,* Badi, Senegal (Orig.); *H. quadricollis,* Bacita, Nigeria (Orig.) (♀).

— 4,5–5 mm; Elytren mit äußerst feinen, zerstreuten Punkten (*jeanfoxae*) oder unpunktiert (*fulvescens*) .... 5.
5. Pronotum länger als breit; Scapus mit einzelnem großem Sinneshaar; 1. Keulenglied nur etwa ein Drittel schmaler als das folgende: *jeanfoxae*
— Pronotum so lang wie vorne breit; Scapus ohne großes Sensillum; 1. Keulenglied halb so lang und halb so breit wie das folgende: *fulvescens*

III. Bestimmungstabelle der Kameruner Arten der Gattung *Cerapterus* (♂)

(bisher noch nicht in Kamerun nachgewiesene Arten sind eingeklammert)

1. Elytren einfarbig; Fühlerkeule weniger als doppelt so lang wie breit; 7 mm: (*pygmaeus*)
— Rötliche hakenförmige Elytrenzeichnung vorhanden .... 2.
2. Fühlerkeule etwa doppelt so lang wie breit .... 3.
— Fühlerkeule etwa 2,5 mal so lang wie breit .... 5.
3. Elytren glatt (die sehr feinen Einzelpunkte sind nur bei sehr starker Vergrößerung erkennbar); 11 mm: (*pseudoblitus*)
— Elytren fein, aber deutlich punktiert .... 4.
4. Fühlerkeulen-Länge zu Breite; 1,8–2,1; Pronotum stark quer, mit dem übrigen Körper gleichfarbig; 9–13 (Ø: 12) mm: *denoiti*
— Fühlerkeulen-Länge zu Breite: 2,1–2,4; Pronotum weniger quer, durch rote Färbung deutlich vom schwarzbraunen übrigen Körper abgesetzt; 9,5–10,5 mm (vgl. auch Punkt 5): *horni*
5. Größer: 10–12 mm; mittlere Fühlerglieder etwa 4,5–5mal so breit wie lang .... 6.
— Kleiner: 9,5–10,5 mm; mittlere Fühlerglieder etwa 5,5mal so breit wie lang (vgl. auch Punkt 4): *horni*
6. Mittlere Antennenglieder etwa 4,5mal so breit wie lang; Antennenkeule etwa 2,5mal so lang wie breit; Pronotum fast doppelt so breit wie lang: *lafertei*
— Antennen etwas kürzer und breiter als bei *lafertei*; Pronotum nur eineinhalb mal so breit wie lang: (*leoninus*)

IV. Bestimmungstabelle der Kameruner *Heteropaussus*-Arten (♂)

(bisher noch nicht in Kamerun nachgewiesene Arten sind eingeklammert) (Abb. 3, 4)

1. Pronotum schwach herzförmig, mit deutlich konkaven Seiten; Hinterrand des 4.–7. Antennenglieds deutlich konkav; Elytren mit je zwei deutlich markierten Längsrippen; 7,5–8 mm: *dohrni*

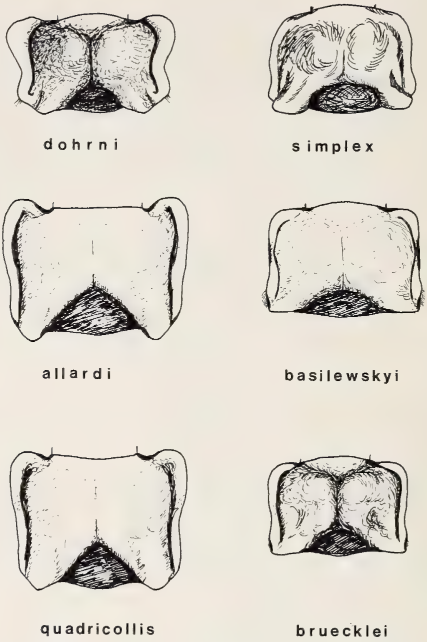


Abb. 4: Pronotum der *Heteropaussus*-Arten; *H. simplex* nach Luna de Carvalho (1965a), die übrigen Zeichnungen sind Originale, vgl. Legende zu Abb. 3.

— Pronotum nicht herzförmig, an den Seiten höchstens schwach konkav; Hinterrand der Fühlerglieder gerade .... 2.

2. Pronotum nur mit flacher Mittellängsfurche, Vorderecken den Vorderrand und Hinterecken den Hinterrand überragend; Elytren zumindest mit je einer flachen Längsrippe .... 3.

— Pronotum mit tiefer Mittelfurche, einfach rechteckig, ohne vorstehende Ecken; Elytren höchstens mit Spuren von Längsrippen .... 4.

3. Neben der im rötlichen Mittelteil des schwarzen Hufeisens befindlichen deutlichen Längsrippe liegen links und rechts davon im Bereich der schwarzen Elytrenzeichnung noch bis zu je drei schwächere, aber deutlich markierte Rippen (zusammen also auf einer Flügeldecke sieben Längsrippen); Elytrenstruktur matt durch relativ dichte, scharf eingestochene Punktur auf stark chagriniertem Untergrund; 10,5–11 mm: (*quadricollis*)

— Neben der sehr flachen zentralen Längsrippe sind höchstens noch Spuren von weiteren Längserhabenheiten zu erkennen; Elytren mattglänzend durch feinere Punktierung auf schwächer chagriniertem Untergrund; 9,5–11 mm: (*allardi*)

4. Fühlerkeule fünfmal so lang wie breit; Vorderecken des Pronotums völlig verrundet; 8,7–9,6 mm: (*simplex*)
— Fühlerkeule höchstens viermal so lang wie breit; Vorderecken des Pronotums deutlich markiert .... 5.
5. Fühlerkeule viermal so lang wie breit; mittlere Fühlerglieder 2,5 mal so breit wie lang; seitliche Randung des Pronotums in der Mitte stark verschmälert; Elytren matt, auf schwach chagriniertem Untergrund mit sehr feiner, sehr zerstreuter Punktierung; 8,5–9,5 mm: *basilewskyi*
— Fühlerkeule knapp 3,5mal so lang wie breit; mittlere Fühlerglieder mehr als dreimal so breit wie lang; seitliche Randung des Pronotums gleichmäßig; Elytren auf glänzendem Untergrund dicht, scharf eingestochen punktiert (diese Punkte bereits bei 10facher Vergrößerung deutlich erkennbar); 7,7 mm: *bruecklei* sp.n.

V. Bezüglich einer Bestimmungstabelle der Großgattung *Paussus* sei auf die Bearbeitung der abessinischen und angolesischen Fühlerkäfer durch Luna de Carvalho (1974, 1975) verwiesen. Die Taxonomie vieler Arten kann nur durch umfangreiche Revisionen der einzelnen Artengruppen unter Hinzuziehung der Holotypen geklärt werden. In jüngerer Zeit wurde die umfangreiche *Paussus-armatus*-Gruppe bearbeitet (Nagel 1977). Die Revision der ebenfalls großen *Paussus-laevifrons*-Gruppe steht kurz vor dem Abschluß (Nagel in Vorber.).

Alphabetischer Katalog der Kameruner Fühlerkäfer

Arten, die hier zum ersten Mal für Kamerun nachgewiesen werden, sind mit * gekennzeichnet. Arten, die aufgrund ihrer allgemeinen Verbreitung in Kamerun zu erwarten sind, jedoch bisher noch nicht nachgewiesen werden konnten, sind eingerückt und in Klammern gesetzt. Die Kameruner Fundorte sind gesondert aufgeführt.

1. *Carabidomemnus (Carabidodoxus) besucheti* Luna de Carvalho, 1977, Rev. suisse Zool. 84(1): 81–83, f. 1–3; loc. typ.: Kamerun, Doumé. — Verbreitung: Kamerun, Doumé, III. 1960 (Luna de Carvalho 1977).
2. *Carabidomemnus (Carabidomemnus) mollicellus* Dohrn, 1880, Stett. entom. Zg. 41: 151–152; loc. typ.: Nigeria, Lagos. — Verbreitung: Senegal bis Tschad, ?Ahaggar[2]), Zaire. Kamerun: Tina, VI. 1911, L. Colin (Kolbe 1927); Joko (Kolbe 1927); Adamaoua, 20 km S Minim, 20. XI. 1979, Flacke & Nagel.

---

[2]) Der von Peyerimhoff (1943) aus dem algerischen Hoggargebirge gemeldete „*Arthropterus pallidus* Raffr." ist vermutlich *C. mollicellus*!

3. *Carabidomemnus (Carabidodoxus) fulvescens* Kolbe, 1927, Entom. Blätter 23(4): 183; loc. typ.: Kamerun, Johann-Albrechts-Höhe. — Verbreitung: Kamerun, Johann-Albrechts-Höhe, 1. II. 1895, L. Conradt (Kolbe 1927).

4. *Carabidomemnus (Carabidodoxus) jeanfoxae* Luna de Carvalho, 1966, Ann. Carnegie Mus. 38: 130–132, f. 2–5; loc. typ.: Kamerun, Lolodorf. — Verbreitung: Kamerun, Lolodorf, V. 1923, A. I. Good (Luna de Carvalho 1966).

    (1) *Carabidomemnus (Carabidomimus) reichenspergeri* Basilewsky, 1950, Rev. Zool. Bot. afr. 43(3): 197–200; loc. typ.: Zaire, Elisabethville. — Verbreitung: Guinea, Zaire.

5. *Carabidomemnus (Carabidodoxus) vaticinus* Kolbe, 1927, Entom. Blätter 23(4): 182–183; loc. typ.: Kamerun, Johann-Albrechts-Höhe. — Verbreitung: Kamerun, Johann-Albrechts-Höhe, 25. III. 1895, L. Conradt (Kolbe 1927).

6. *Cerapterus (Cerapterus) denoiti* Wasmann, 1899, Not. Leyd. Mus. 21(5): 36; loc. typ.: Uganda. — Verbreitung: Guinea bis Sudan (Ob. Nil), Kamerun bis Angola, Zaire bis Tansania. Kamerun: Adamaoua, Ngaoundere, X. 1980, W. Th. Fehringer (coll.mea); Lolodorf (Luna de Carvalho 1966); Efulen (Luna de Carvalho 1966); Foulassi, Sangmélima, 5. II. 1955, J.-L. Perret (Luna de Carvalho 1977); Doumé, II. 1959 (Luna de Carvalho 1977); Ebolowa, 7. V. 1912, von Rothkirch (Kolbe 1928); Ngoko-Station, 16. + 25. IV. 1902, Hösemann (Kolbe 1928); Namiong bei Lolodorf am Lokundje-Fluß, O.Ulbrich (Kolbe 1928); Süd-Kamerun, Bezirk Lomié, Thesing (Kolbe 1928); „Süd-Kamerun" (Kolbe 1926, 1928); „Kamerun" (Reichensperger 1938). (Der von Kolbe 1928 gemeldete Fundort „Nola, SO-Kamerun" liegt heute im Gebiet der Zentralafrikanischen Republik.)

*7. *Cerapterus (Euthysoma) horni* Reichensperger, 1925, Entom. Mitt. 14 (5/6): 344, t.2; loc. typ.: Togo. — Verbreitung: Sierra Leone bis Zentralafrikanische Republik. Kamerun: Adamaoua, 20 km S Minim, 24., 25. + 31. III. 1979, Flacke, Müller & Nagel. (Der von Kolbe 1928 gemeldete Fundort „Pamaquelle, N-Kamerun" liegt heute im Gebiet der Zentralafrikanischen Republik.)

8. *Cerapterus (Euthysoma) lafertei* Westwood, 1850, Proc. Linn. Soc. London 2: 55; loc. typ.: Guinea (Bissau), Rio Grande. — Verbreitung: Guinea bis Angola. Kamerun: Ngaoundere (Luna de Carvalho 1961); Yaounde, 27. VI.–10. VIII. 1936, J.McGough (Luna de Carvalho 1967).

    (2) *Cerapterus (Euthysoma) leoninus* Kolbe, 1926, Entom. Blätter 22(3): 131; loc. typ: Sierra Leone. — Verbreitung: Guinea bis Nigeria.

(3) *Cerapterus (Cerapterus) pygmaeus* Luna de Carvalho, 1960, Rev. franc. Entom. 27(2): 151–152, f. 7; loc. typ.: Congo (Brazzaville). — Verbreitung: Congo (Brazzaville).

(4) *Cerapterus (Cerapterus) pseudoblitus* Luna de Carvalho, 1961, Rev. Zool. Bot. afr. 64(3/4): 221, 242, f. 26–28; loc. typ.: Zaire, Flandria. — Verbeitung: Senegal bis Côte d'Ivoire, Zaire.

(5) *Heteropaussus allardi* Raffray, 1885, Nouv. Arch. Mus. Hist. nat., 2^e^sér., 8: t.19, f.1; loc. typ.: Senegal. — Verbreitung: Senegal bis Nigeria.

*9. *Heteropaussus basilewskyi* Luna de Carvalho, 1951, Mem. Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra 207: 50–51, f.1; loc. typ.: patria ignota. — Verbreitung: Kamerun, Adamaoua, 20 km S Minim, 30.–31. III. + 2.–3. IV. 1979, Flacke & Nagel.

*10. *Heteropaussus bruecklei* sp.n. (s. S. 385). — Verbreitung: Kamerun, Adamaoua, 20 km S Minim, 7. III. 1979, Flacke & Nagel.

11. *Heteropaussus dohrni* Ritsema, 1875, Tijdschr. Entom. 19: 58–60, f.a,b; loc. typ.: Congo. — Verbreitung: Kamerun bis Angola. Kamerun: Kamerunberg, Soppo, 730–800 m, 1912, von Rothkirch (Larve!) (Wasmann 1918).

(6) *Heteropaussus quadricollis* Wasmann, 1910, Ann. Soc. entom. Belg. 54: 392–394, f.1; loc. typ.: Togo, Socode. — Verbreitung: Togo, Nigeria, Zaire.

(7) *Heteropaussus simplex* Reichensperger, 1922, Entom. Mitt. 11(1): 22–24, t.1, f.1; loc. typ.: Sierra Leone, Moyamba. — Verbreitung: Guinea bis Nigeria.

(8) *Hylotorus:* Je ein Vertreter dieser Gattung ist bisher in Sierra Leone und Liberia *(H. bucephalus* Gyll.) und in Zaire *(H. uelensis* Rchsp.) nachgewiesen, so daß diese Gattung eines Tages auch in Kamerun entdeckt werden könnte.

12. *Paussomorphus pauliani* Reichensperger, 1951, Entom. Blätter 47(1): 1–6, f.1–4; loc. typ.: Kamerun, Mounts Bambuto. — Verbreitung: Côte d'Ivoire, Kamerun. Kamerun: Mounts Bambuto, 2 000 m, VII. 1939, Paulian & Villiers (Reichensperger 1951); Adamaoua, 20 km S Minim, 1 200 m, 4. IV. 1979, Flacke & Nagel.

13. *Paussus africanus* Luna de Carvalho, 1958, Mem. Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra 251: 11–12; loc. typ.: Kamerun, Bitye. — Verbreitung: Kamerun, Ja River, Bitye, 3 000 feet (Luna de Carvalho 1958).

14. *Paussus arabicus* Raffray, 1885, Nouv. Arch. Mus. Hist. nat., 2^e^sér., 8: t.19, f.6–8; loc. typ.: Arabie. Verbreitung: Senegal bis Abessinien, ?Arabien.

Kamerun: Adamaoua, W. Edlinger (Nagel 1977); Adamaua, 20 km S Minim, 31. I.–5. IV. 1979, 18.–26. II. 1980, 25. II.–19. III. 1981, Flacke & Nagel.

15. *Paussus armatus* Westwood, 1833, Trans. Linn. Soc. London 16(3): 645–646, t.33, f.62–64; loc. typ.: Senegalia. — Verbreitung: Senegal bis Abessinien. Kamerun: Maroua, 18. VII. 1936, ex Grandchamp, Coll.Alluaud (Nagel 1977); Bogo bei Maroua nach Bom bei Garoua, 22. V.–3. VI. 1901, Glauning S. (Nagel 1977); Garoua, 1948 (Luna de Carvalho 1949) (Nagel vidit 1979); Boki, 75 km S Garoua, 20.–26. II. 1974, Böhme & Hartwig (Nagel 1977); Mayo Lidi, Mission Lebaudy & Lhote, II.–III. 1933 (Nagel 1977); Entre Ngaoundere et Tibati, A. Gide 1926 (Nagel 1977); Longji, H. Paschen S.J. (Nagel 1977); Cameroun, P. Malzy réc. (Nagel 1977).

(9) *Paussus aureofimbriatus* Wasmann, 1904, Not. Leyd. Mus. 25: 48, 61–62, t.6, f.5; loc. typ.: Nigeria, Warri. — Verbreitung: Nigeria, Zentralafrikanische Republik (= „Kamerun, Hinterland" teste Kolbe 1933).

(10) *Paussus batillarius* Reichensperger, 1933, Rev. Zool. Bot. afr. 23(3/4): 253–254, f. 7A, 8A; loc. typ.: Zaire, Kaniama. — Verbreitung: Côte d'Ivoire, Zaire.

*16. *Paussus bayoni* Gestro, 1910, Ann. Mus. civ. St. nat. Genova 44: 552–553; loc. typ.: Uganda, Massindi. — Verbreitung: Côte d'Ivoire bis Uganda. Kamerun: Adamaoua, 20 km S Minim. 8. III.–2. IV. 1979, Flacke, Müller & Nagel.

*17. *Paussus benoiti* Janssens, 1956, Rev. Zool. Bot. afr. 54(1/2): 77–79, f.1; loc. typ.: Zaire, Basoko. — Verbreitung: Nigeria, Kamerun, Zaire (vgl. Nagel 1982). Kamerun: Adamaoua, 20 km S Minim, 8. III. 1981, Flacke & Nagel.

18. *Paussus bicornis* Wasmann, 1904, Not. Leyd. Mus. 25: 41, 52, t.4, f.2; loc. typ.: Kamerun. — Verbreitung: Côte d'Ivoire, Kamerun, Zaire[3]). Kamerun: „Cameroons", coll. Oberthür (Wasmann 1904).

*19. *Paussus bituberculatus* Kolbe, 1896, Entom. Nachr. 22(6): 89–90; loc. typ.: Togo, Bismarckburg. – Verbreitung: Togo, Kamerun[3]). Kamerun: Adamaoua, 20 km S Minim, 15. III.–6. IV. 1979, Flacke & Nagel.

20. *Paussus canteloubei* Luna de Carvalho, 1962, Mem. Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra 278: 5–6, f.19, 23; loc. typ.: Kamerun, Douala. — Verbreitung: Kamerun, Douala, Bois des Singes, VII. 1958, J. Canteloub (Luna de Carvalho 1962).

---

[3]) vgl. Diskussion des Status der beiden Arten *bicornis* und *bituberculatus* auf S. 387.

21. *Paussus cerambyx* Wasmann, 1904, Not. Leyd. Mus. 25: 39,51, t.4, f.3; loc. typ.: Äquatorial-Guinea/Gabon, Benito. — Verbreitung: Kamerun, Äquatorial-Guinea/Gabon. Kamerun: Douala, Bois des Singes, III.1959, J. Canteloub (Luna de Carvalho 1962).

    (11) *Paussus cilipes* ssp. *cilipes* Westwood, 1845, Arcana entom. 2: 185, 186, t.93, f.3, 3a–c; loc. typ.: Sierra Leone.[4]) — Verbreitung: Guinea bis Kenya.

*22. *Paussus cilipes* ssp. *hirsutus* Raffray, 1885, Nouv. Arch. Mus. Hist. nat., 2^e^sér., 8: t.19, f.9–11; loc. typ.: Abessinien, Haramat.[4]) — Verbreitung: Kamerun bis Abessinien. Kamerun: Adamaoua, 20 km S Minim, 22. II.–6. IV. 1979, 24. XI. 1979, 16. + 18. II. 1980, 24. II.–9. III. 1981, Flacke & Nagel.

    (12) *Paussus cornutus* Chevrolat, 1832, Mag. Zool. 2, classe IX, t.49, notice 49; loc. typ.: Senegalia. — Verbreitung: Senegal bis Uganda.

23. *Paussus cridae* Gestro, 1916, Ann. Mus. civ. St. nat. Genova 47: 355–357; loc. typ.: Zaire, Kasai. — Verbreitung: Kamerun bis Angola. Kamerun: Sangmelime, Südkamerun (Luna de Carvalho 1965 b).

    (13) *Paussus dedyckeri* Luna de Carvalho, 1976, Rev. Zool. afr. 90(3): 579–581; loc. typ.: Guinea, Kindia. — Verbreitung: Guinea, Nigeria (vgl. Nagel 1982).

*24. *Paussus dissimulator* Reichensperger, 1928, Rev. Zool. Bot. afr. 16(2): 177–180, f. 1B; loc. typ.: Zaire, Moto Yebo. — Verbreitung: Kamerun, Zaire, Kenya. Kamerun: Adamaoua, 20 km S Minim, 15. II.–6. IV. 1979, 18.–22. XI. 1979, 10. II. 1980, Flacke & Nagel; Adamaoua, Ngaoundere, 30. IV. 1981, W. Th. Fehringer.

    (14) *Paussus eisentrauti* sp. n. (s. S. 400). — Verbreitung: Nigeria.

25. *Paussus humboldti* ssp. *pilosus* Reichensperger, 1957, Dt. Entom. Z., N.F. 4(1/2): 71–73, f. 5 a, 6, 7; loc. typ.: Zaire, Bwito. — Verbreitung: Guinea bis Kenya. Kamerun: Adamaoua, 20 km S Minim, 24. III.–4. IV. 1979, Flacke & Nagel; Ngaoundere, IV. 1948 (Coll. Luna de Carvalho, Nagel vidit 1979); Garoua (Coll. Luna de Carvalho, Nagel vidit 1979); Joko, L. Kolin, IV. 1912 (Nagel 1977).

    (15) *Paussus intuitivus* Kolbe, 1935, Entom. Blätter 31(3): 98–100; loc. typ.: Zentralafrikanische Republik, Bosum. — Verbrei-

---

[4]) Die seit meiner Revision der *P.-armatus*-Gruppe (Nagel 1977) neu bekannt gewordenen Exemplare und Fundorte lassen mich vermuten, daß es sich bei *cilipes* und *hirsutus* eventuell um Allospezies, also einen Sonderfall von Semispezies handelt. Die genaue Untersuchung soll einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben.

tung: Zentralafrikanische Republik (Bereich des früheren „SO-Kamerun").

26. *Paussus kohli* Wasmann, 1907, Dt. Entom. Z. 1907: 150, t.1, f.2, 2 a; loc. typ.: Zaire, Romé bei Stanleyville. — Verbreitung: Guinea[5]), Kamerun, Zaire. Kamerun: Lolodorf, IX. 1913 (Luna de Carvalho 1966).

*27. *Paussus laevifrons* Westwood, 1833, Trans. Linn. Soc. London 16(3): 661, t.33, f.65–67; loc. typ.: Senegalia. — Verbreitung: Senegal bis Abessinien. Kamerun: Maroua, 18. VII. + 6. VIII. 1936, coll. Alluaud (Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, Nagel vidit 1982); Mayo Lidi, II.–III. 1933, Mission Lebaudy & Lhote (Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, Nagel vidit 1982); Kam. int., Rei Buba, 3.–7. VI. 1909, Riggenbach S. G. (Zool. Mus. Berlin, Nagel vidit 1982); Kam. int., Satsche, 15.–25. V. 1909, Riggenbach S. G. (Zool. Mus. Berlin, Nagel vidit 1982); Cameroun, P. Malzy réc. (Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, Nagel vidit 1982).

(16) *Paussus latidens* Kolbe, 1935, Entom. Blätter 31(3): 97, 99; loc. typ.: Zentralafrikanische Republik, Bosum. — Verbreitung: Zentralafrikanische Republik (Bereich des früheren „SO-Kamerun").

(17) *Paussus latreillei* Westwood, 1845, Arcana entom. 2: 184, t. 91, f. 5, 5 a–c; loc. typ.: Sierra Leone. — Verbreitung: Senegal bis Nigeria.

(18) *Paussus medleri* Luna de Carvalho, 1980, Rev. Zool. afr. 94(3): 510–512, f. 7–12; loc. typ.: Nigeria, Ora. Verbreitung: Nigeria.

(19) *Paussus microcephalus* Linné, 1775, Diss. entom. Bigas Insect., Upsala 1775, p. 6–7, t., f. 6–10; loc. typ.: Sierra Leone, Bananas (vgl. Afzelius 1798). — Verbreitung: Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Zaire.

(20) *Paussus mirei* Luna de Carvalho, 1957, Rev. franç. Entom. 24: 283–284, f. 3 A, B, D, F, H; loc. typ.: Tschad, Ouadi Eir. — Verbreitung: Nigeria, Tschad (vgl. Nagel 1982).

(21) *Paussus murrayi* Westwood, 1857, J. Proc. Linn. Soc. London (Zool.) 1: 75–76; loc. typ.: Nigeria, Old-Calabar. — Verbreitung: Nigeria.

(22) *Paussus nageli* Luna de Carvalho, 1980, Rev. Zool. afr. 94(3): 510, 515, 519–520, f. 20–26; loc. typ.: Tschad, Ngouri. — Verbreitung: Tschad.

---

[5]) Mir liegt ein Exemplar vom Mt. Nimba (Guinea) aus dem Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, vor, das ich trotz geringfügiger Unterschiede auf *P. kohli* beziehe.

(23) *Paussus pseudosetosus* Nagel, 1977, Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, Nr. 293: 23–25, 60, 63, 66, t. 1–4 (f. 7); loc. typ.: Zentralafrikanische Republik, Bosum. — Verbreitung: Zentralafrikanische Republik.

(24) *Paussus quadratidens* Wasmann, 1904, Not. Leyd. Mus. 25: 48, 60–61; loc. typ.: Nigeria, Warri. — Verbreitung: Nigeria.

(25) *Paussus schoutedeni* Reichensperger, 1933, Rev. Zool. Bot. afr. 23 (3/4): 251–252, f. 6; loc. typ.: Zaire, Eala. — Verbreitung: Nigeria, Zaire (vgl. Nagel 1982).

(26) *Paussus serratulus* Reichensperger, 1929, Entom. Blätter 25(3): 130, t., f. 1; loc. typ.: Nigeria, Azare. — Verbreitung: Nigeria.

(27) *Paussus setosus* Westwood, 1850, Proc. Linn. Soc. London 2: 60; loc. typ.: Guinea. — Verbreitung: Guinea bis Nigeria.

(28) *Paussus sphaerocerus* Afzelius, 1798, Trans. Linn. Soc. London 4: 260–263, 270–272, t. 22, f. 1–6; loc. typ.: Sierra Leone, Freetown. — Verbreitung: Guinea bis Zaire.

28. *Paussus striaticornis* Luna de Carvalho, 1966, Rev. Zool. Bot. afr. 74(3/4): 354, 356, f. 13–15; loc. typ.: Kamerun, Bitye. — Verbreitung: Kamerun, Ja River, Bitye (Luna de Carvalho 1966).

29. *Paussus spiniceps* Wasmann, 1904, Not. Leyd. Mus. 25: 63–64, t. 6, f. 6; loc. typ.: Sierra Leone. — Verbreitung: Sierra Leone bis Kamerun. Kamerun: Yaounde, 20. III. 1928 (Luna de Carvalho 1966).

*30. *Paussus tchadensis* Luna de Carvalho, 1957, Rev. franç. Entom. 24: 286–287, f. 5 A, C, E; loc. typ.: Tschad, Fort Lamy. — Verbreitung: Kamerun bis Abessinien. Kamerun: Maroua, 9. VII. 1936, Coll. Alluaud (Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, Nagel vidit 1982).

31. *Paussus ypsilopis* Luna de Carvalho, 1966, Ann. Carnegie Mus. 38(6): 131, 133–134, f. 7–10; loc. typ.: Kamerun, Yaounde. — Verbreitung: Kamerun, Yaounde, 28. III. 1923 (Luna de Carvalho 1966).

Von den 31 bisher aus Kamerun bekannten Fühlerkäferarten konnten durch die vorliegende Untersuchung 10, also ungefähr ein Drittel der Arten, zum ersten Mal für dieses Gebiet nachgewiesen werden. Es ist jedoch zu erwarten, daß diese 31 Arten nur etwas mehr als die Hälfte der in Kamerun existierenden Fühlerkäfer darstellen, wie aus obiger Aufzählung der vermutlich vorkommenden weiteren 28 Arten zu ersehen ist.

Im folgenden gebe ich die Beschreibung der bereits in obigem Katalog erwähnten neuen Art, die ich anläßlich seines Geburtstags-Jubiläums zu Ehren von Herrn Professor Dr. Martin Eisentraut benenne.

Paussus eisentrauti sp. n. (Abb. 5)

Holotypus: ♂; Nigeria, Kaduna, 1.–20. IX. 1970, leg. Politzar; Zool. Staatssamml. München.
Paratypen: 2 ♂; Funddaten und Museum wie Holotypus.

Diese neue Art gehört zur *Paussus-laevifrons*-Gruppe und steht morphologisch zwischen *Paussus laevifrons* und *P. goetzei.* Von *laevifrons* unterscheidet ihn die langgestreckte Fühlerkeule und der mit dem vorderen Halsschildteil gleichbreite hintere Pronotumabschnitt, von *goetzei* ist er durch die sehr flach und scharf ausgeprägte hintere Radkante der Fühlerkeule differenziert.

Fühlerkeule langoval mit deutlich markiertem Basalzahn, ohne Basaltrichom; Hinterrand sehr scharf gekantet; im Gegensatz zu der nur vier sehr schwache, kurze Querfurchen aufweisenden Oberseite ist die Unterseite an dieser Randkante mit vier tiefen Gruben versehen; Oberfläche gleichmäßig fein granuliert, außer in den vier angedeuteten Querfurchen der Oberseite und den vier Gruben der Unterseite. Kopf mit deutlicher kegelförmiger Erhebung am Hinterrand des Vertex; auf chagriniertem Untergrund kaum sichtbar zerstreut punktiert; relativ dicht, aber wegen der dünnen Härchen kaum auffallend anliegend behaart. Prothorax mit tiefer medianer Querfurche, auf schwächer chagriniertem Untergrund etwas deutlicher als auf dem Kopf punktiert; vorderer und hinterer Teil des Pronotums fast von gleicher Breite; etwas zerstreuter als am Kopf, anliegend behaart. Elytren in der Mitte des vorderen Drittels dicht und deutlich punktiert, nach hinten und

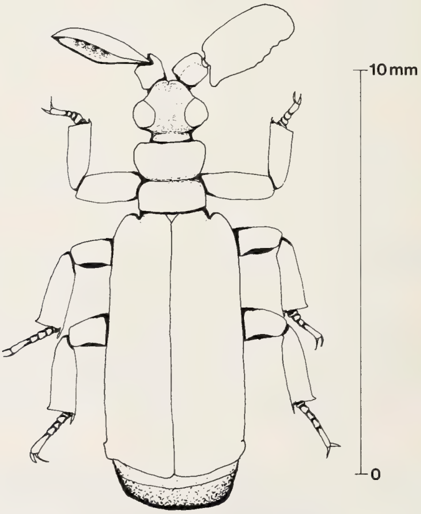


Abb. 5: *Paussus eisentrauti* sp. n., Holotypus.

zu den Seiten diese Punktur immer lockerer und schwächer werdend; Behaarung aus dünnen, kurzen, relativ dicht angeordneten Härchen bestehend, die jedoch im Gegensatz zur Pronotalbehaarung deutlich schräg abstehen. Pygidium sehr fein gerandet; Scheibe stark chagriniert, matt, mit lockerer, unscharf markierter Punktur. Sämtliche Tibien stark abgeplattet und verbreitert; alle Tibien mit den normalen zwei Enddornen. Der ganze Körper ist hell kastanienbraun. Gesamtlänge: 10 mm (Holotyp, 1. Paratyp), 9 mm (2. Paratyp).

Zoogeographische Aspekte der Kameruner Fühlerkäferfauna

Die ungenügende Kenntnis der Kameruner Fühlerkäfer erlaubt nur eine eingeschränkte tiergeographische Auswertung, weshalb im folgenden auch nur diejenigen Arten Berücksichtigung finden, die nicht nur von Einzelstücken oder zu geringer Anzahl an Fundorten bekannt sind. Vom Habitat her lassen sich nur zwei bis drei ökologische Typen unterscheiden. Deutliche Koinzidenz mit der Verbreitung der Tieflandsregenwälder und halbimmergrünen Regenwälder (auch außerhalb Kameruns) zeigen von den 31 bisher in Kamerun nachgewiesenen Paussinen die Arten *Cerapterus denoiti, Heteropaussus dohrni, Paussus canteloubei, P. cerambyx, P. cridae, P. kohli* und *P. spiniceps* (vgl. Abb. 6). Die Degradation besonders der westafrikanischen Tieflandsregenwälder ist bereits so weit fortgeschritten, daß oft kaum noch entschieden werden kann, ob diese Fühlerkäfer echte Hylaea-Arten, d. h. tatsächlich Bewohner des primären Regenwaldes (ohne Grasschicht) sind oder ob sie sekundär aus dem Regenwald-Savannen-Mosaik im Grenzbereich des halbimmergrünen Regenwaldes mit der südlichen Guinea-Savanne (mit primär vorhandenem Grasbestand) in diese anthropogen überformten Gebiete vorgedrungen sind. Eigene Leuchtfänge im Forêt de Tai (Côte d'Ivoire), dem neben Teilen Liberias noch letzten großen geschlossenen Waldgebiet in Westafrika, erbrachten keinen einzigen Fühlerkäfer, und auch sonst sind mir keine Vorkommen im echten primären Regenwald bekannt.

Ausgesprochene Savannentiere sind *Carabidomemnus mollicellus, Paussus arabicus, P. armatus, P. bayoni, P. cilipes hirsutus, P. dissimulator, P. humboldti pilosus, P. laevifrons* und *P. tchadensis.* Innerhalb dieser Gruppe repräsentiert *P. humboldti pilosus* eine Art der südlichen Guinea-Savannen und Küstensavannen und im Gegensatz dazu *P. tchadensis* eine Art der Dornstrauchsavanne des nördlichen Sahelbereichs.

Die Kameruner Fühlerkäfer lassen sich in folgende Verbreitungstypen einteilen: 1. Weiterverbreitete Sahelarten, die meist vom Senegal bis Abessinien vorkommen. Hierzu gehören *Paussus arabicus, P. armatus, P. humboldti pilosus* und *P. laevifrons.* 2. Ostafrikanische Savannenarten, die in Kamerun ihre Westgrenze erreichen: *Paussus cilipes hirsutus* und *Paussus dissimulator* (auch die *P.-bayoni*-Exemplare aus Kamerun tendieren morphologisch zu der ostafrikanischen Form). 3. Westafrikanische Hylaea-Art, die in Kamerun ihre Ostgrenze erreicht: *Paussus spiniceps.* 4. Zentralafrikani-

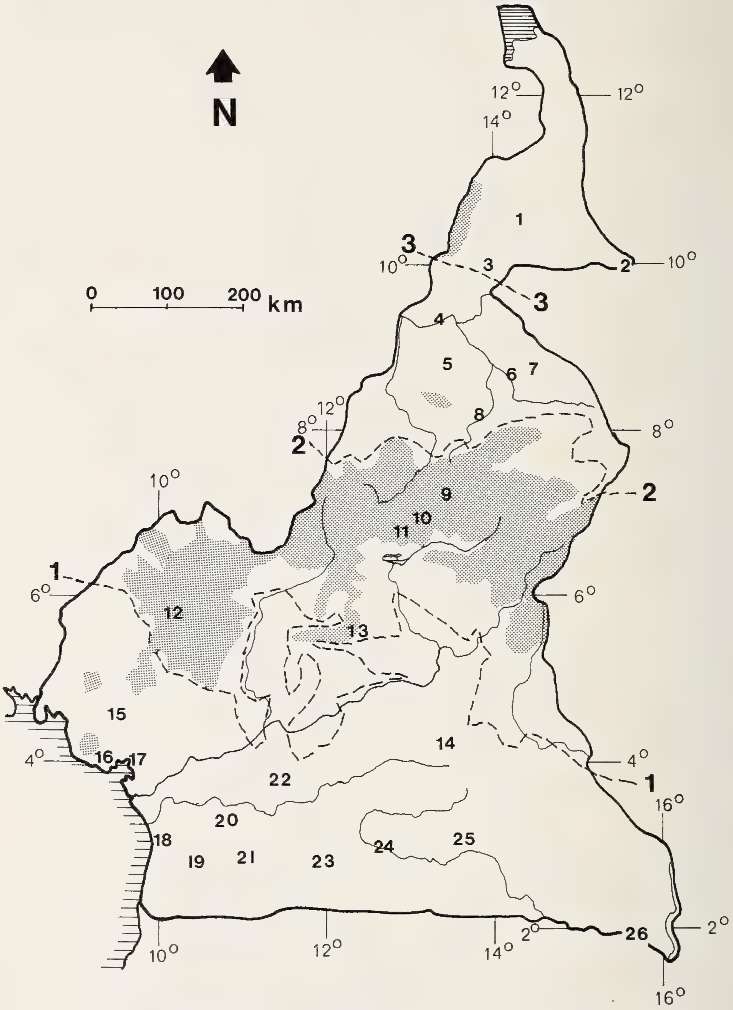

N
0
100
200 km
12°
12°
14°
10°
10°
8°
12°
8°
10°
6°
6°
4°
4°
16°
2°
2°
10°
12°
14°
16°
1
2
3
3
3
4
5
6
7
8
2
9
2
10
11
1
12
13
15
16
17
14
1
22
20
18
19
21
23
24
25
26

Abb. 6: Fundortkarte Kameruner Fühlerkäfer; dichtpunktierte Bereiche: Höhenlagen über 900 m; **1:** Nordgrenze des Tieflandsregenwaldes; **2:** Nordgrenze der Guinea-Savanne (Feuchtsavanne); **3:** Nordgrenze der Sudan-Savanne (Trockensavanne); abgesehen von den Überschwemmungsgebieten des Logone-Tschad-Bereichs zählt der nördlichste Teil Kameruns zur Dornstrauchsavanne; Montanwald- und Grasland-Bereiche sind nicht eingezeichnet.

sche Hylaea-Arten, die in Kamerun ihre Westgrenze erreichen: *Heteropaussus dohrni* und *Paussus cridae*.

Montanwaldarten scheinen in Kamerun zu fehlen, wie mir bisher überhaupt bei den afrikanischen Fühlerkäfern noch keine ausschließlich die Montanwaldstufe oder die Grasländer oberhalb der Waldgrenze besiedelnden Arten bekannt sind. *Paussomorphus pauliani* ist in Kamerun zwar nur von den Bambuto-Bergen (2 000 m) und Adamaoua (1 200 m) bekannt, doch

---

Alphabetische Fundortliste zu Abb. 6:

Fundort	Lat./Long.	Fundort-Nr.	Art-Nr.
Bambuto Mts.	5.44 N, 10.04 E	12	12
Bitye	3.01 N, 12.22 E	24	13, 28
Bogo–Bom	ca. 10.00 N, 14.00 E	3	15
Boki	8.59 N, 13.27 E	5	15
Dina	10.04 N, 15.29 E	2	2
Douala	4.04 N, 9.43 E	17	20, 21
Doumé	4.13 N, 13.30 E	14	1, 6
Ebolowa	2.56 N, 11.11 E	21	6
Efulen	2.51 N, 10.33 E	19	6
Garoua	9.17 N, 13.22 E	4	15, 25
Johann-Albrechts-Höhe s. Kumba			
Joko s. Yoko			
Kumba	4.39 N, 9.26 E	15	3, 5
Lidi, Mayo	8.41 N, 14.27 E	7	15, 27
Lolodorf	3.17 N, 10.50 E	20	4, 6, 26
Lomié Bezirk	ca. 3.09 N, 13.35 E	25	6
Longji	3.04 N, 9.59 E	18	15
Maroua	10.35 N, 14.20 E	1	15, 27, 30
Mayo Lidi s. Lidi, Mayo			
Minim, 20 km S von	6.49 N, 12. 52 E	11	2, 7, 9, 10, 12, 14, 16, 17, 19, 22, 24, 25
Namiong bei Lolodorf	ca. 3.17 N, 10.50 E	20	6
Ngaoundere	7.20 N, 13.35 E	9	6, 8, 24, 25
Ngaoundere –Tibati	ca. 7.00 N, 13.00 E	10	15
Ngoko	1.58 N, 15.32 E	26	6
Rei Bouba	8.37 N, 14.11 E	6	27
Sakje	8.12 N, 13.46 E	8	27
Sangmélima	2.57 N, 11.56 E	23	6, 23
Satsche s. Sakje			
Soppo	4.09 N, 9.17 E	16	11
Tina s. ? Dina			
Yaounde	3.51 N, 11.31 E	22	8, 29, 31
Yoko	5.29 N, 12.19 E	13	2, 25

liegt der Fundplatz in Adamaoua in anthropogen überformter Feuchtsavanne, und der Fundort in Elfenbeinküste (Lamto) ist der südlichste Punkt der echten Guineasavanne mit den dominierenden *Borassus*-Palmen.

Im Hylaea-Bereich scheint Kamerun eine Mischfauna aus westlichen und zentralafrikanischen Elementen zu beherbergen. Auch bei anderen Tiergruppen (z. B. Vögel) konnte dieser Mischfaunencharakter Südkameruns bereits nachgewiesen werden (vgl. z. B. Eisentraut 1973). Eisentraut (1973) zeigte das deutliche Überwiegen der unterguineischen Elemente gegenüber den oberguineischen Elementen auf, was durch die geringe Artenzahl der Fühlerkäfer in diesem Bereich zwar nicht direkt nachvollzogen werden kann, jedoch als Tendenz durchaus ebenfalls sichtbar wird.

Das Adamaoua-Hochland beherbergt einerseits südlichere Arten, die hier im Bereich der Galeriewälder ihre nördliche Verbreitungsgrenze erfahren (*Cerapterus denoiti, C. lafertei*), andererseits die weitverbreiteten Savannenarten (*Carabidomemnus mollicellus, Paussus arabicus, P. armatus, P. bayoni, P. humboldti pilosus*) sowie, was besonders bemerkenswert ist, auch die ostafrikanischen Arten *Paussus cilipes hirsutus* und *P. dissimulator.*

Die Trocken- und Dornstrauchsavanne im Norden Kameruns ist besiedelt von den weitverbreiteten Sahelarten *Paussus armatus, P. laevifrons* und *P. tchadensis.*

Zwar kennt man von den Arten *Carabidomemnus besucheti, C. fulvescens, C. jeanfoxae, C. vaticinus, Heteropaussus basilewskyi, H. bruecklei* sp. n., *Paussus africanus, P. striaticornis* und *P. ypsilopis* nur je einen einzelnen Fundort (locus typicus) in Kamerun, doch ist es sehr unwahrscheinlich, daß es sich hierbei um Endemiten handelt. Die Erfahrung zeigt, daß sich die Kenntnis über die Verbreitung von nur lokal bekannten Paussinen ständig durch Neufunde auch in weit entfernten Gebieten erweitert.

Bezüglich der Fühlerkäferfauna kann damit Kamerun im Tieflandsregenwald- und halbimmergrünen Regenwaldbereich als Übergangsgebiet zwischen West- und Zentralafrika angesehen werden, mit zumindest tendenziellem Überwiegen der unterguineischen Elemente. Das Adamaoua-Hochland muß tiergeographisch zu Ostafrika gerechnet werden, während die nördlich der Falaise sich anschließende Bénoué-Logone-Ebene einen integralen Bestandteil des südlichen Sahara-Sahels vom Senegal bis zum oberen Nil ohne eigenständige Bedeutung darstellt. Die im Rahmen der Analyse anderer Tiergruppen sich deutlich abzeichnende Eigenständigkeit der Kameruner Montanwald- und Graslandfauna (vgl. z. B. Eisentraut 1973) kann hier natürlich, da die Paussinen keine montanen Formen ausgebildet haben, nicht nachvollzogen werden.

Zusammenfassung

Im ersten Teil der Arbeit werden eigene Aufsammlungen aus Adamaoua einschließlich taxonomischer Probleme diskutiert sowie eine neue Art, *Heteropaussus bruecklei* sp. n., beschrieben. Die Kameruner Fühlerkäfer werden zum Teil in Bestimmungstabellen aufgeschlüsselt. Sämtliche 31 bisher aus Kamerun bekannten Paussinen sind katalogartig aufgelistet, wobei 10 dieser Arten zum ersten Mal für Kamerun nachgewiesen werden konnten. Zusätzlich hierzu sind im Zuge weiterer Erforschung des Gebietes zu erwartende Arten (28) aufgeführt, wozu auch eine hier neu beschriebene Art, *Paussus eisentrauti* sp. n., zählt. Eine kurze tiergeographische Analyse ergibt drei Zonen: 1. Die Südprovinz als Mischgebiet für westafrikanische Arten, die hier ihre Ostgrenze, und zentralafrikanische Arten, die hier ihre Westgrenze erreichen, 2. das Hochland von Adamaoua, das tiergeographisch zu Ostafrika zählt, und 3. die Nordprovinz, d. i. die nördliche Ebene zwischen der Falaise und dem Tschadsee, in der nur weiterverbreitete Sahelarten auftreten. Montane Fühlerkäfer sind nicht bekannt.

Summary

The ant nest beetles of Cameroon and the adjoining areas are listed (including a new species, *Paussus eisentrauti* sp. n.), and partly specified in determination keys. The discussion of material collected by the author himself in the Adamaoua Highlands includes the description of a new species, *Heteropaussus bruecklei* sp. n. A brief zoogeographical analysis shows that Cameroon is divided into three regions, i. e. a northern province (characterized by widely distributed Sahel species), the central Adamaoua Highlands (zoogeographically pertaining to East Africa), and the southern province (the border area for West and Central African species). Montane species are not known among the Paussinae.

Literatur

Afzelius, A. (1798): Observations on the Genus *Pausus*, and description of a new species. — Trans. Linn. Soc. (London) 4: 243–275, t. 22.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo and Westkamerun unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 3, 428 S., 5 t.

Kolbe, H. J. (1896): Afrikanische Coleoptera des Königlichen Museums für Naturkunde zu Berlin. III. Teil. — Entom. Nachr. 22 (6): 88–92

— (1926): Zur Kenntnis der Paussiden. Die *Cerapterus*-Arten des Dahlemer Museums. — Entom. Blätter 22: 123–133.

— (1927): Über die Carabidomemninen, eine neue Gruppe der primitiven Paussidenstufe. — Entom. Blätter 23: 178–187.

— (1928): Zur Morphologie der Arten von *Cerapterus*, einer Gattung der Coleopterenfamilie der Paussiden. Zweiter Teil. — Dt. entom. Z. 1928 (1): 1–20.

— (1933): Ist Asien die Heimat von *Paussus aureofimbriatus* Wasm.? — Entom. Blätter 29: 172–179.

Luna de Carvalho, E. (1949): Notas sobre Carabideos da Guiné portuguesa (Paussidae e Scaritidae). — Anais Junta Inv. colon. 4: 129–142.

— (1951): Contribution pour un nouveau catalogue de la famille des Paussides (Col. Carab. Isochaeta). — Mem. Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra 207: 1–51.

— (1958): Estudos sobre Coleopteros Paussideos (Col. Carab. Pauss.). — Mem. Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra 251: 1–13.

— (1961): Révision du genre *Cerapterus* Swederus (Col. Carab. Pauss.). — Rev. Zool. Bot. afr. 66: 209–247.

— (1962): Observaçoes sobre *Paussus* do grupo *klugi* e descripçao de una nova especie (Col. Carab. Pauss.). — Mem. Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra 278: 1–19.

— (1965 a): Révision du genre *Heteropaussus* Thomson (Col. Carabidae Paussinae). — Rev. Zool. Bot. afr. 72: 41–66.

— (1965 b): Etudes Paussidologiques (Coleoptera Carabidae Paussinae). — Entom. Tidskr. 86: 209–240.

— (1966): Paussid beetles in the Carnegie Museum (Coleoptera, Carabidae). — Annals Carnegie Mus. 38: 129–134.

— (1967): Catalogo dos Coleopteros Paussideos do Departamento de Entomologia da Universidade de Cornell, Ithaca, E.U.A. (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). — Mem. Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra 303: 1–15.

— (1974): Paussideos da Abissinia (Coleoptera Carabidae Paussinae). — Rev. Zool. afr. 88: 377–412.

— (1975): Paussideos de Angola (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). — Arq. Mus. Bocage, 2ª ser., 5 (2): 383–477.

— (1977): Coléoptères Paussides du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. 1re note. — Rev. suisse Zool. 84: 81–101.

Müller, P., P. Nagel & W. Flacke (1980 a): Incidences d'une application de Dieldrin sur les écosystèmes dans le cadre de la lutte anti-Tsé-Tsé sur les Hauts-Plateaux de l'Adamaoua au Cameroun. — GTZ, Eschborn, & Biogeographie, Universität Saarbrücken, 205 S.

—, — & — (1980 b): Ökologischer Einfluß von Tsetsefliegenbekämpfung mit Dieldrin im Hochland von Adamaoua (Kamerun). — Amazoniana (Kiel) 7 (1): 31–48.

—, — & — (1981): Ecological side effects of Dieldrin application against tsetse flies in Adamaoua, Cameroon. — Oecologia (Berlin) 50: 187–194.

Nagel, P. (1977): Revision der *Paussus armatus*-Gruppe (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). — Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, Nr. 293, 95 S.

— (1980): Aspects of the evolution of myrmecophilous adaptations in Paussinae (Coleoptera, Carabidae). — Misc. Pap. Agric. Univ. Wageningen 18: 15–34.

— (1982): On some African ant nest beetles from the zoological Museum of Helsinki (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). — Ann. entom. fennici (im Druck).

Peyerimhoff, P. de (1943): Matériaux pour un catalogue des Coléoptères sahariens. II. Descriptions d'espèces nouvelles. — Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord 34: 7–35.

Reichensperger, A. (1932): Die Paussiden des belgischen Congogebietes. III. Nachtrag. — Rev. Zool. Bot. afr. 21: 255–261.

— (1938): Paussiden-Studien. — Decheniana 97 B: 97–131.

— (1951): Ein neuer *Paussomorphus* aus Kamerun nebst einigen Bemerkungen. — Entom. Blätter 47: 1–8.

Wasmann, E. (1904): Neue Beiträge zur Kenntnis der Paussiden, mit biologischen und phylogenetischen Bemerkungen. — Notes Leyden Mus. 25: 1–82.

— (1918): Über *Pleuropterus dohrni* Rits. und *lujae* Wasm. und die Larve von *Pleuropterus dohrni.* — Tijdschr. Entom. 61: 76–87.

Anschrift des Verfassers: Dr. Peter Nagel, Lehrstuhl für Biogeographie, Universität des Saarlandes, D-6600 Saarbrücken.

Bonn. zool. Beitr.
33 (1982), Heft 2–4

Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — I. *Myrsidea eisentrauti* n.sp.

von

HEINRICH KLOCKENHOFF

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Im Rahmen meiner Untersuchungen der Gattung *Myrsidea* (Phthiraptera: Menoponidae) erhielt ich freundlicherweise von den Herren Dr. J. A. Ledger (South African Institute for Medical Research, Johannesburg) und C. H. C. Lyal (British Museum [Natural History], London) Myrsideen von Webervögeln der Gattungen *Bubalornis, Philetairus, Textor* und *Sporopipes.* Ein Vergleich mit den mir bekannten *Myrsidea* -Arten ergab deutliche Unterschiede, die die Beschreibung neuer Taxa erfordern. Im folgenden werden die Federlinge von *Sporopipes squamifrons* als neue Art beschrieben, die ich Herrn Prof. Dr. M. Eisentraut zu seinem 80. Geburtstag widme. Die Beschreibungen der übrigen Myrsideen sind in Vorbereitung (Bonn. zool. Beitr. 1983).

Myrsidea eisentrauti n.sp.

Wirt: *Sporopipes squamifrons* (Smith, 1836)

Holotypus: ♂, Mafeking, Cape Province, 16. 6. 1967 leg. F. Zumpt

Paratypen: 4 ♂ und 5 ♀, gleiche Daten wie Holotypus, 4 ♂ und 1 ♀, 6. 1. 1955, Ngami, Bechuanaland, S.A.I.M.R. und Brit.Mus. 1955-475; 1 ♂, 17. 12. 1957, Sekhuma, Bechuanaland, Brit.Mus. 1958-424; 1 ♀, 25. 7. 1956, Debeete, Bechuanaland, Brit.Mus. 1957-219; 2 ♂ und 1 ♀, 27. 4. 1965, Bloemhof, W. Transvaal (Holotypus im S.A.I.M.R., Paratypen ebenda sowie im BMNH und ZFMK).

Myrsidea eisentrauti ist charakterisiert durch die Form des Mesothorax, dessen Notum lateral mit je zwei kurzen Borsten besetzt ist (Abb. 1), die Reduktion des Hypopharyngealsklerits (Abb. 2) und die Ausbildung des männlichen Genitale (Abb. 4b), dessen Sklerit auf eine Sonderstellung der *Sporopipes* -Myrsideen hinweist (vgl. Clay 1970, p. 568).

Die präokulare Kopfpartie ist abgerundet, die Ecken im Bereich der 10. Kopfsetae (vgl. Clay 1966, Abb. 1) treten kaum hervor (Abb. 2). Die Kopfsetae

10 und 11 sind in ihrer Länge deutlich verschieden: Kopfsetae 10, ♂ (17): 29–52µ ($\bar{x}$ = 38,6; s = 7,314); ♀ (10): 23–49µ ($\bar{x}$ = 36,6; s = 7,961); Setae 11, ♂ : 85–101 µ ($\bar{x}$ = 92,2; s = 4,517); ♀ : 86–104 µ ($\bar{x}$ = 94,1; s = 5,566). Das Verhältnis der Borstenlängen 10 : 11 beträgt bei den ♂ : 0,41, bei den ♀ : 0,39 (♂ : s = 0,071; VB = 0,29–0,54; ♀ : s = 0,076; VB = 0,27–0,49). Die Gula ist bei den ♂ (12) mit 9–12, bei den ♀ (8) mit 9–11 Borsten besetzt (♂ : $\bar{x}$ = 10,5; s = 0,945; ♀ : $\bar{x}$ = 10,37; s = 0,744).

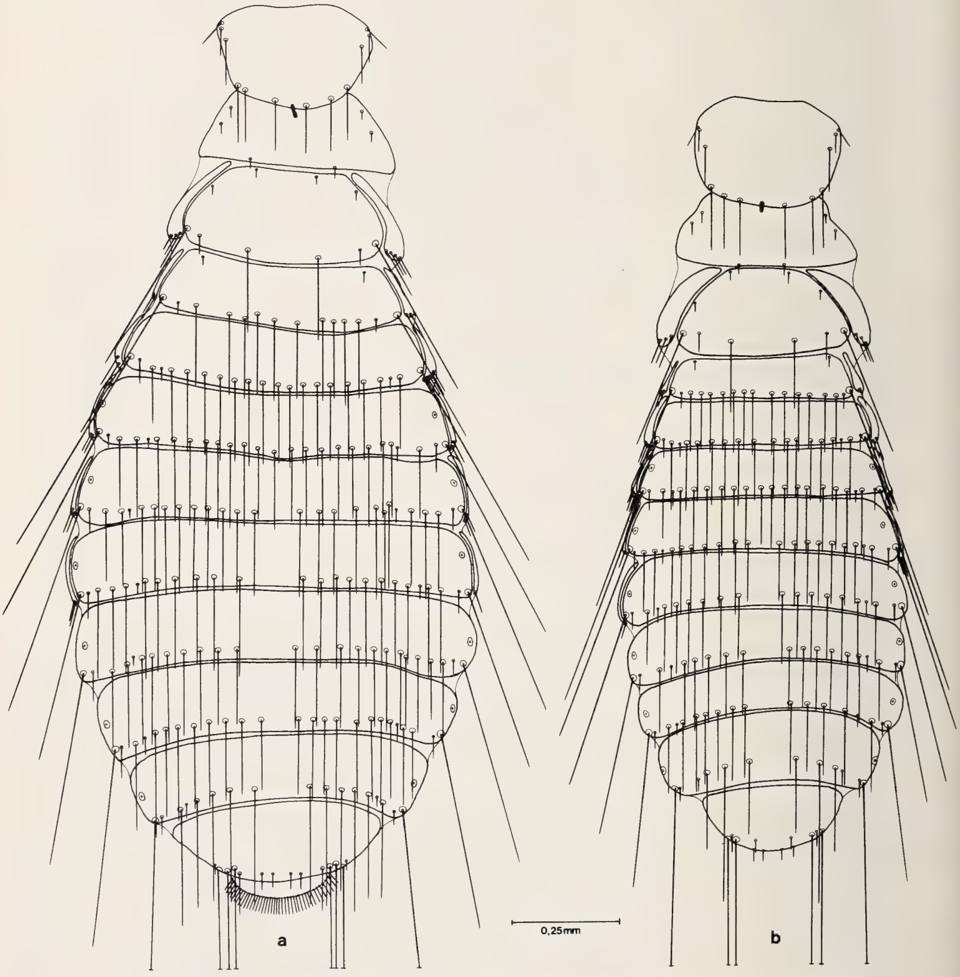


Abb. 1: *Myrsidea eisentrauti* ♀ (a) und ♂ (b), Thorax und Adomen (dorsal).

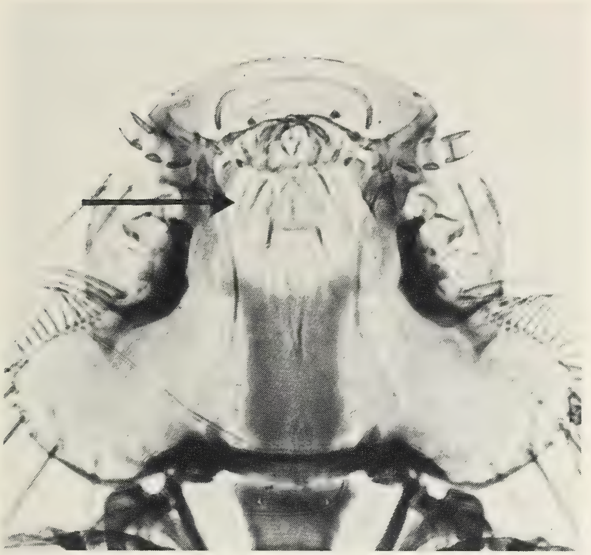


Abb. 2: *Myrsidea eisentrauti* ♀ Kopf (→ Hypopharyngealsklerit).

Das Pronotum trägt an seinem Hinterrand regelmäßig sechs lange Borsten (♂ und ♀), das Metanotum der ♂ 6–9 ($\bar{x}$ = 7,42 [12]; s = 0,900), das der ♀ 6–8 ($\bar{x}$ = 6,63 [8]; s = 0,744) Borsten. Die Pleurite des Metathorax sind mit je 3–4 kurzen, kräftigen Borsten besetzt (♂ : $\bar{x}$ = 3,29 [24]; s = 0,464; ♀ : $\bar{x}$ = 3,25 [16]; s = 0,447). Die Anzahl der Setae der charakteristisch ausgebildeten Metasternalplatten (Abb. 3) beträgt bei den ♂: 10–14, bei den ♀: 8–14 (♂: $\bar{x}$ = 11,33 [12]; s = 1,302; ♀ : $\bar{x}$ = 10,75 [8]; s = 1,982). In der Zahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III weisen ♂ und ♀ deutliche Unterschiede auf (♂: 23–27; $\bar{x}$ = 25,0 [9]; s = 1,323; ♀: 30–38; $\bar{x}$ = 34,0 [5]; s = 3,535).

Das Abdominalsternit I ist reduziert, halbmondförmig und unbeborstet (Abb. 3). Das Sternit II ist trapezförmig mit abgerundetem Vorderrand und auf der Fläche bei den ♀ spärlicher beborstet als bei den ♂ (♂: 9–17; $\bar{x}$ = 13,17 [12]; s = 2,406; ♀ : 7–11; $\bar{x}$ = 9,40 [5]; s = 1,516); der Sternithinterrand ist bei ♂ (12) und ♀ (8) mit 12–17 Borsten besetzt (♂ : $\bar{x}$ = 14,75; s = 1,603; ♀ : $\bar{x}$ = 15,5; s = 1,927). Die Stachelhügel tragen bei den ♀ (15) jeweils 5, bei den ♂ (24) 4–5 ($\bar{x}$ = 4,96; s = 0,204) kräftige Stacheln. Das thorakale und abdominal-dorsale Beborstungsmuster ist in Abb. 1 dargestellt.

Die Angaben zu Körpermaßen und Beborstung sind nachstehend aufgeführt. Die Anfertigung der Zeichnungen erfolgte nach Totalpräparaten, aus- oder abgebrochene Borsten wurden nach anderen Präparaten ergänzt. Die Längen der 10. und 11. Kopfsetae ermittelte ich durch Projektion.

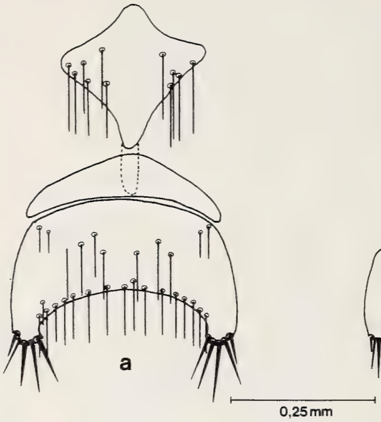


Abb. 3: *Myrsidea eisentrauti* ♀ (a) und ♂ (b), Metasternalplatte und Abdominalsternite I u. II.

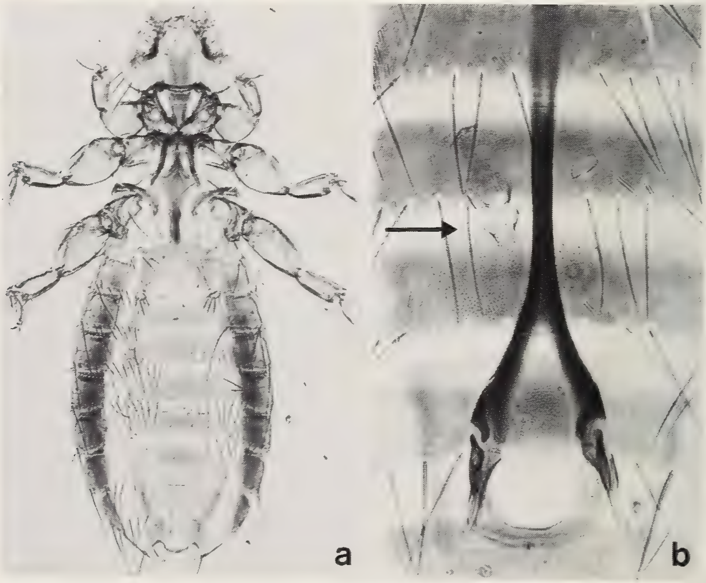


Abb. 4: *Myrsidea eisentrauti,* Paratypus ♀ (a) und ♂ Genitale (→ Genitalsklerit) (b).

Körpermaße (in mm). Caput-Länge ♂ (n = 12): 0,35–0,38 ($\bar{x}$ = 0,36; s = 0,008); ♀ (n = 8): 0,37–0,40 (0,38; 0,009); Caput-Breite ♂ : 0,44–0,47 (0,45; 0,009); ♀ : 0,47–0,50 (0,48; 0,009); Prothorax-Länge ♂ : 0,21–0,25 (0,24; 0,012); ♀ : 0,23–0,26 (0,25; 0,010); Prothorax-Breite ♂ : 0,32–0,34 (0,33; 0,008); ♀ : 0,34–0,36 (0,35; 0,007); Pterothorax-Länge ♂ : 0,35–0,38 (0,36; 0,010); ♀ : 0,38–0,42 (0,41; 0,013); Pterothorax-Breite ♂ : 0,44–0,50 (0,47; 0,018); ♀ : 0,52–0,55 (0,53; 0,010); Mesothorax-Breite ♂ : 0,37–0,45 (0,42; 0,021); ♀ : 0,43–0,51 (0,46; 0,021); Abdomen-Länge ♂ : 1,10–1,25 (1,17; 0,040); ♀ : 1,38–1,50 (1,43; 0,038); Abdomen-Breite ♂ : 0,66–0,73 (0,70; 0,022); ♀ : 0,82–0,91 (0,88; 0,032); Gesamtlänge ♂ : 1,98–2,19 (2,09; 0,054); ♀ : 2,30–2,47 (2,38; 0,055); Caput-Index ♂ : 1,23–1,28 (1,25; 0,013); ♀ : 1,22–1,30 (1,26; 0,023).

Beborstung des Abdomens. 1. Anzahl der tergalen Setae, I ♂ (n = 12): 16–19 ($\bar{x}$ = 18,25; s = 0,965); ♀ (n = 8): 16–19 (17,50; 1,414); II ♂ : 15–23 (20,33; 2,348); ♀ : 21–23 (22,0; 0,755); III ♂ : 19–23 (21,92; 1,311); ♀ : 21–26 (24,75; 1,908); IV ♂ : 18–24 (20,92; 1,676); ♀ : 21–27 (24,50; 2,000); V ♂ : 19–23 (21,08; 1,311); ♀ : 17–27 (23,50; 3,207); VI ♂ : 18–21 (19,25; 0,965); ♀ : 21–26 (23,13; 1,807); VII ♂ : 15–19 (16,92; 1,311); ♀ : 19–25 (21,0; 1,507); VIII ♂ : 12–14 (12,67; 0,778); ♀ : 14–18 (16,37; 1,187). 2. Anzahl der sternalen Setae, III ♂ (n = 12): 31–54 ($\bar{x}$ = 43,50; s = 6,543); ♀ (n = 8): 47–76 (58,63; 10,622); IV ♂ : 47–73 (61,25; 7,263); ♀ : 52–96 (77,25; 14,210); V ♂ : 30–48 (37,92; 4,737); ♀ : 31–54 (42,00; 7,653); VI ♂ : 17–29 (22,83; 2,886); ♀ : 17–35 (26,88; 6,424); VII ♂ : 8–11 (9,67; 1,073); ♀ : 8–11 (9,63; 0,916); VIII + IX ♂ : 14–19 (16,17; 1,337); ♀ : 14–18 (16,63; 1,407); Anzahl der kleinen inneren Setae des ♂ Abdomenrandes: 7–10; $\bar{x}$ = 8,17 (12); s = 0,834. 3. Anzahl der pleuralen Setae, III ♂ (n = 18): 7–11 ($\bar{x}$ = 9,22; s = 1,114); ♀ (n = 16): 10–12 (11,44; 0,632); IV ♂ : 6–10 (8,56; 1,041); ♀ : 9–13 (11,0; 0,966); V ♂ : 5–9 (7,06; 0,998); ♀ : 8–12 (9,81; 1,327); VI ♂ : 4–7 (6,0; 0,745); ♀ : 6–11 (8,44; 1,153); VII ♂ : 3–5 (4,21; 0,631); ♀ : 5–7 (6,06; 0,574); VIII ♂ (20): 3,00; ♀ (15): 3–5 (3,27; 0,594).

Summary

Mallophaga of the genus *Myrsidea* Waterston, 1915 from African Weaverbirds (Ploceidae) — I. *Myrsidea eisentrauti* n. sp.

Myrsidea eisentrauti n. sp. (Phthiraptera: Menoponidae), a new Mallophagan species is described and illustrated. The specimens were collected from the Scaly Weaver, *Sporopipes squamifrons* (Smith, 1836), in Southern Africa.

Literatur

Clay, T. (1966): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston (Mallophaga: Menoponidae) I. — Bull.Brit.Mus. (Nat.Hist.) Ent. 17: 329–395.

— (1970): Species of *Myrsidea* (Insecta: Mallophaga) parasitic on the Estrildidae (Aves). — H. D. Srivastava Commem. Vol. (Izatnagar): 561–570.

Ledger, J. A. (1980): The Arthropod parasites of vertebrates in Africa South of the Sahara. Vol. IV. Phthiraptera (Insecta), 327 pp. (Johannesburg).

Tendeiro, J. (1964): Mallophaga in: Mission de Zoologie médicale au Maniema (Congo, Léopoldville) (P.L.G. Benoit, 1959). — Annls. Mus. r. Afr. cent. Sér. Zool. 132: 161–243.

Anschrift des Verfassers: Dr. Heinrich F. Klockenhoff, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Jahrgang 33 **1982** **Heft 1–4**

Bischoff, W.: Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln 363
Böhme, W.: Ein neues Chamäleon aus Tanzania, mit Bemerkungen über Mimese bei Echsen (Reptilia: Sauria) 349
Busse, K.: *Brachygalaxias gothei* n. sp. (Pisces: Galaxiidae) aus Chile 71
Clancey, P. A.: On the robins *Cossypha dichroa* and *C. natalensis* (Aves: Turdidae) in southern Africa 293
Coiffait, H.: Nouveaux Staphylinides afghans du Muséum A. Koenig de Bonn 75
Deckert, G., & K. Deckert: Spielverhalten und Komfortbewegungen beim Grünflügelara (*Ara chloroptera* G. R. Gray) 269
Deckert, K., siehe Deckert, G.
Demeter, A.: Prey of the Spotted Eagle-Owl *Bubo africanus* in the Awash National Park, Ethiopia 283
Dobler, H.-J.: Temperaturregulation und Sauerstoffverbrauch beim Senegal- und Zwerggalago [*Galago senegalensis, Galago (Galagoides) demidovii*] .. 33
Grubb, P.: Systematics of sun-aquirrels (*Heliosciurus*) in eastern Africa 191
Harrison, D. L.: Observations on some rare Arabian *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) with special reference to the external male genitalia .. 187
Heim de Balsac, H.†, & R. Hutterer: Les Soricidae (Mammifères Insectivores) des îles du Golfe de Guinée: faits nouveaux et problèmes biogéographiques 133
Hill, J. E.: A review of the leaf-nosed bats *Rhinonycteris, Cloeotis* and *Triaenops* (Chiroptera: Hipposideridae) 165
Hutterer, R.: Biologische und morphologische Beobachtungen an Alpenspitzmäusen (*Sorex alpinus*) 3
— & U. Joger: Kleinsäuger aus dem Hochland von Adamaoua, Kamerun .. 119
— siehe Heim de Balsac, H.
Ingels, J.: Separation in the field of White-fronted and Grey-fronted Doves (*Leptotila verreauxi* and *Leptotila rufaxilla*) 61
Joger, U.: Zur Herpetofaunistik Kameruns (II) 313
— siehe Hutterer, R.
Klockenhoff, H.: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — I. *Myrsidea eisentrauti* n.sp. .. 407
Kulzer, E.: Nektar-Lecken beim afrikanischen Langzungen-Flughund *Megaloglossus woermanni* Pagenstecher, 1885 151
Lehmann, E. von: Einige Bemerkungen zur Streifung, Scheckung und Tigerung des Hausesels *Equus (Asinus) asinus* L. 237
Louette, M.: Allopatric species of birds approaching in western Cameroon: the *Nectarinia adelberti, N. rubescens* example 303
Morel, G. J., & M.-Y. Morel: Dates de reproduction des oiseaux de Sénégambie 249
Morel, M.-Y., siehe Morel, G. J.
Nagel, P.: Die Fühlerkäfer Kameruns (Coleoptera, Carabidae, Paussinae) ... 383
Nobis, G.: Die Wildpferde aus der magdalénienzeitlichen Station Saaleck am Fuße der Rudelsburg in Thüringen 223

Perret, J.-L.: Les écailles de deux Gymnophiones africains (Batraciens apodes), observées au microscope électronique à balayage 343
Peters, G.: Zur Fellfarbe und -zeichnung einiger Feliden (Mammalia, Carnivora) 19
Petter, F.: Les parentés des *Otomys* du Mont Oku (Cameroun) et des autres formes rapportées à *O. irroratus* (Brants, 1827) (Rodentia, Muridae) 215
Van der Straeten, E., & W. N. Verheyen: Différences biométriques entre *Hybomys univittatus* (Peters) et *Hybomys trivirgatus* (Temminck) de l'Afrique de l'ouest 205
Verheyen, W. N., siehe Van der Straeten, E.
Zum achtzigsten Geburtstage von Prof. Dr. Martin Eisentraut (W. Böhme) 113
Prof. Dr. Ernst von Lehmann 70 Jahre (R. Hutterer) 1
Buchbesprechungen 99

Verzeichnis der Neubeschreibungen im 33. Jahrgang

Reptilia:

Chamaeleo laterispinis brookesiaeformis Böhme n. ssp. 350
Gallotia galloti eisentrauti Bischoff n. ssp. 371

Pisces:

Brachygalaxias gothei Busse n. sp. 72

Phthiraptera:

Myrsidea eisentrauti Klockenhoff n. sp. 407

Coleoptera:

Aleochara (Polychara) subinconspicua Coiffait n. sp. 96
Atheta (Acronota) atterimaeformis Coiffait n. sp. 94
Atheta (Ceritaxa) asperipunctata Coiffait n. sp. 92
Atheta (Dimetrota) pernigra Coiffait n. sp. 94
Atheta (Glossola) gregarioides Coiffait n. sp. 92
Aulacogastrata Coiffait n. gen. 91
Aulacogastrata punctiventris Coiffait n. sp. 91
Eusphalerum (Eusphalerum) kamduschense Coiffait n. sp. 78
Eusphalerum (Eusphalerum) nuristanicum Coiffait n. sp. 77
Falagria (Melagria) klapperichi Coiffait n. sp. 88
Gnypeta klapperichi Coiffait n. sp. 95
Heteropaussus bruecklei Nagel n. sp. 385
Hygrodromicus klapperichi Coiffait n. sp. 83
Mannerheimia afghanica Coiffait n. sp. 82
Mimacrotona klapperichi Coiffait n. sp. 96
Myllaena klapperichi Coiffait n. sp. 88
Paussus eisentrauti Nagel n. sp. 400
Philorinum afghanicum Coiffait n. sp. 80
Phyllodrepa (Phyllodrepa) afghanica Coiffait n. sp. 80
Phyllodrepa (Phyllodrepa) klapperichi Coiffait n. sp. 81
Pseudapimela Coiffait n. gen. 89
Pseudapimela afghanica Coiffait n. sp. 90
Pseudapimela klapperichi Coiffait n. sp. 89
Tachinus (Tachinus) afghanicus Coiffait n. sp. 76
Trogophloeus (Taenosoma) asmarensis Coiffait n. sp. 87
Trogophloeus (Taenosoma) bashgulensis Coiffait n. sp. 86
Trogophloeus (Thoracoplotinus) afghanicus Coiffait n. sp. 84
Xantholinus (Leptophallus) afghanicus Coiffait n. sp. 75

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Die Zeitschrift wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie. Mit Rücksicht auf die Sammlungen und Ziele des Museums werden Arbeiten über Wirbeltiere und Arthropoden bevorzugt angenommen.

Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können. Der Bezugspreis beträgt für den vorliegenden Jahrgang 72,— DM (18,— DM für Heft 1, 54,— DM für Heft 2–4) und erhöht sich mit Jahrgang 34 (1983) auf 80,— DM (20,— DM je Heft), alle Preise einschließlich Versandspesen. Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere gegen Erstattung der Herstellungskosten beziehen.

Die Verfasser von Beiträgen werden gebeten, ihre Korrespondenz an die Schriftleitung zu richten. Für die Bearbeitung von Kaufaufträgen und den Zeitschriftentausch ist die Bibliothek des Instituts zuständig. — Anschrift: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:
HANS ULRICH

34. Jahrgang · 1983 · Heft 1—4

BONN

SELBSTVERLAG

Vom 34. Jahrgang, 1983, erschienen

Heft 1–3	**(p. 1–416)**	**September 1983**
Heft 4	**(p. 417–508)**	**Dezember 1983**

ISSN 0006–7172

B 71
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:
HANS ULRICH

---

34. Jahrgang · 1983 · Heft 1—3

BONN

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983) Heft 1—3

Ausgegeben im September 1983

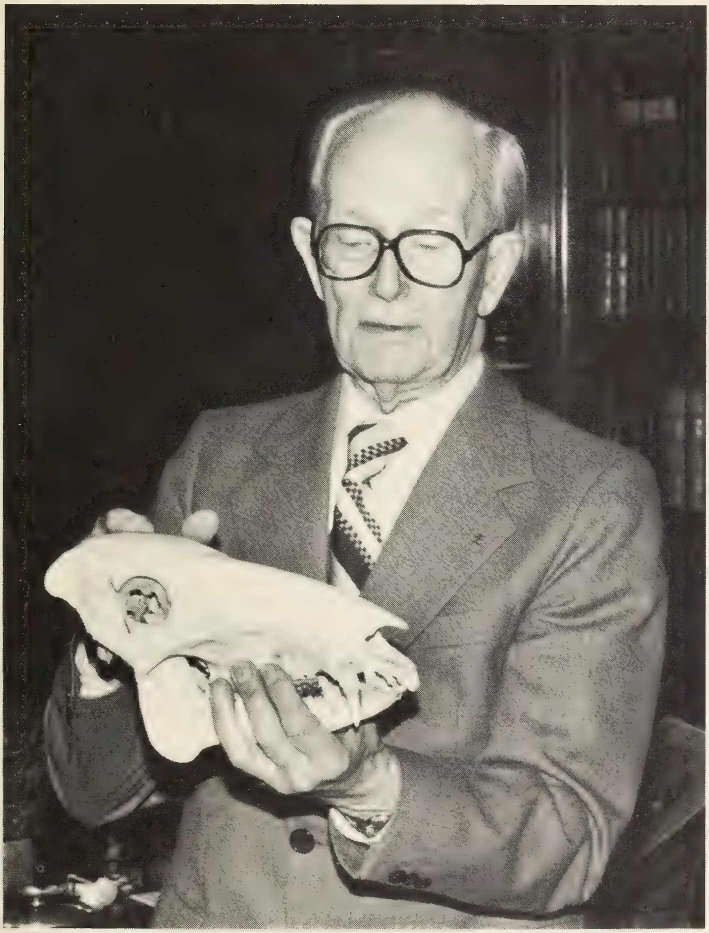
Inhalt

Seite
Zum achtzigsten Geburtstage von Prof. Dr. Martin Eisentraut 1
AELLEN, V.: Migrations des chauves-souris en Suisse 3
MÜLLER, E.F.: Wärme- und Energiehaushalt bei Halbaffen (Prosimiae) 29
DIETERLEN, F.: Zur Systematik, Verbreitung und Ökologie von *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 (Muridae; Rodentia) 73
PETERS, G.: Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Karakal, *Caracal caracal* (Schreber, 1776) (Mammalia, Carnivora, Felidae) 107
NAUROIS, R. DE: Les oiseaux reproducteurs des îles de São Tomé et Principe: Liste systématique commentée et indications zoogéographiques 129
ELZEN, R. VAN DEN, & C. KÖNIG: Vögel des (Süd-)Sudan: taxonomische und tiergeographische Bemerkungen 149
KUMERLOEVE, H.: Zur Kenntnis altägyptischer Ibis-Darstellungen, unter besonderer Berücksichtigung des Waldrapps, *Geronticus eremita* (Linnaeus, 1758) 197
NOWAK, E.: Die Schopfkasarka, *Tadorna cristata* (Kuroda, 1917) — eine vom Aussterben bedrohte Tierart (Wissensstand und Vorschläge zum Schutz) ... 235
SCHUCHMANN, K.-L., K. KRÜGER & R. PRINZINGER: Torpor in hummingbirds 273
WOLTERS, H.E.: Zur Systematik einiger Passeres aus Kamerun 279
ELZEN, P. VAN DEN: Zur Herpetofauna des Brandberges, Südwest-Afrika .. 293
HUGHES, B.: African snake faunas 311
ROER, H.: Aktionsraum und Anpassungsphänomene des Dünenkäfers *Onymacris laeviceps* Gebien (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) in der Namibwüste 357
THEOWALD, Br., & P. OOSTERBROEK: Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden III. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen (Diptera, Tipulidae) 371
ULRICH, H.: Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt) 395
KRAPP, F.: Pantopoden aus Nordwestafrika (Pycnogonida) 405

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Jahrgang 34 1983 Heft 1—3

Zum achtzigsten Geburtstage von Prof. Dr. Martin Eisentraut



Prof. Dr. M. Eisentraut am 21. Oktober 1982

In diesem Heft ist der zweite Teil der Arbeiten abgedruckt, die dem Jubilar zu seinem achtzigsten Geburtstag am 21. Oktober 1982 gewidmet sind. Der erste Teil erschien in Heft 2—4 von Band 33 (1982).

Migrations des chauves-souris en Suisse

par

VILLY AELLEN

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Introduction

Les déplacements et les migrations des chauves-souris en Suisse n'ont pas encore fait l'objet d'une étude générale. Le baguement a commencé en 1943 par H. Mislin et a été continué dès 1944 par moi-même, puis par un nombre relativement restreint de bagueurs. Quelques résultats ont été publiés (Mislin, 1945; Aellen, 1949, 1952, 1962; Desfayes, 1954, 1965; Constant, 1957, 1958; Heise & Schmidt, 1979), mais aucun travail de synthèse n'a paru jusqu'à présent.

Pour éviter de trop nombreuses répétitions et ne pas trop alourdir les références bibliographiques, je renvoie le lecteur qui voudrait être mieux documenté aux deux recueils de travaux publiés sur ce sujet (Divers auteurs, 1960, 1971), aux données supplémentaires ou résumées de Roer (parues dans ces mêmes recueils) et à la bibliographie de Krzanowski (1977). En outre, Roer (1967) a publié un excellent résumé sur les migrations des chauves-souris en général et Baker (1978) un gros volume sur les migrations de tous les animaux.

Les bagues utilisées en Suisse jusqu'en 1955 étaient fournies par la Station ornithologique suisse de Sempach. Depuis 1957, c'est le Muséum de Genève qui centralise les informations et livre les bagues et les feuilles de baguement (Aellen, 1957). Les bagues existent en deux formats, les grandes étant réservées pour *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis myotis*, *Myotis blythi*, *Nyctalus noctula*, *Nyctalus lasiopterus* et *Tadarida teniotis*.

Dans cette note, je ne parlerai pas des résultats généraux obtenus par le baguement en Suisse, mais seulement de ceux concernant les déplacements et migrations, et incidemment de quelques records de longévité.

Strelkov (1969) sépare nettement en deux groupes les chauves-souris de la Russie d'Europe: a) les espèces sédentaires (genres *Rhinolophus*, *Myotis*, *Barbastella*, *Plecotus*, *Eptesicus* et *Miniopterus*), dont certaines peuvent toutefois entreprendre des déplacements saisonniers; b) les espèces migratrices (genres *Nyctalus*, *Pipistrellus* et *Vespertilio*), qui font des migrations saisonnières régulières comparables en distance parcourue à celles des oiseaux.

La situation en Europe occidentale et centrale peut être envisagée de la même façon. Toutefois, plusieurs auteurs admettent parmi les espèces migratrices *Myotis myotis* et *Miniopterus schreibersi*. Nous verrons ci-dessous qu'en ce qui concerne la Suisse, nous pouvons adopter la subdivision de Strelkov, à l'exception de *Miniopterus schreibersi* qui est un cas très particulier.

Les abréviations utilisées dans ce travail sont les suivantes:

B = lieu et date du baguement
C = contrôle, lieu et date de la reprise
D = distance et direction
† = retrouvé mort
N = nord
E = est
S = sud
W = ouest
GB = Guy Berthoud
GG = Georges Gilliéron
MD = Michel Desfayes
PS = Pierre Strinati
VA = Villy Aellen

AG = canton d'Argovie
BE = canton de Berne
BL = canton de Bâle-Campagne
FR = canton de Fribourg
GE = canton de Genève
GL = canton de Glaris
JU = canton du Jura
NE = canton de Neuchâtel
SG = canton de Saint-Gall
SO = canton de Soleure
TH = canton de Thurgovie
TI = canton du Tessin
VD = canton de Vaud
VS = canton du Valais
ZH = canton de Zurich

Je tiens à remercier vivement tous les bagueurs qui sont à la base même de ce travail, toutes les personnes, parfois anonymes, qui ont pris la peine de signaler des reprises de chauves-souris baguées, la Station ornithologique suisse de Sempach qui m'a transmis les renseignements qu'elle recevait, MM. G. Berthoud, M. Desfayes, G. Gilliéron et R. Arlettaz qui m'ont autorisé à utiliser des données inédites résultant de leur activité.

Observations

Rhinolophus hipposideros (Bechstein)

72 petits rhinolophes fer à cheval bagués en Suisse ont été contrôlés plus tard. Seulement 21 ont été repris à des distances allant jusqu'à 11 km, généralement beaucoup moins, quelques centaines de m.

Tableau 1 — *Rhinolophus hipposideros*

	B	C	D
325269 ♂	Schloss Liebegg, Teufenthal, AG 4. 1. 1955, M. Furrer	Schönenwerd, SO 2. 6. 1955, E. Walther	10 km NW
D 922	carrières souterraines, Baulmes, VD 28. 1. 1967, GB	† Grandson, VD 8. 3. 1967, B. Rose	11 km NE

Plusieurs de ces reprises sont déjà signalées dans les travaux de Mislin (1945) et d'Aellen (1949, 1952, 1978). Il me paraît inutile de citer les autres, tant il est connu que cette chauve-souris est très sédentaire. Je signalerai seulement les deux plus longs déplacements connus en Suisse (tableau 1).

La reprise signalée en 1952 à 40 km de distance, du Milchlöchli (SO) à Mulhouse (France) est quelque peu douteuse. La Station de Sempach, qui livrait les bagues à l'époque, n'a pas reçu les listes de baguement de H. Mislin, qui m'avait signalé cette reprise. Il n'y a pas de contrôle possible du lieu de baguement.

D'après tous les auteurs, *Rh. hipposideros* est considéré comme très sédentaire. Fairon (1967) indique un maximum de 10 km. Harmata (1969) signale une reprise exceptionnelle à 145 km (cf. aussi Roer, 1971 a).

***Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber)**

Onze grands rhinolophes fer à cheval bagués en Suisse ont été contrôlés plus tard. Seulement 4 individus ont été repris en dehors du lieu de baguement (tableau 2).

Tableau 2 — *Rhinolophus ferrumequinum*

	B	C	D
NE 855 ♂	grotte de Ver, NE 27. 10. 1950, VA	a) grotte de Ver, NE 28. 1. 1951, VA b) grotte du Chemin de Fer, NE 27. 1. 1958, W. Lanz	600 m NW
303433 ♂	grotte de la Crête de Vaas, VS 11. 2. 1951, M. Desfayes	lac souterrain de St-Léonard, VS 3. 1958, H. P. Julen	2 km env. W
334 B ♀	,,miniera'', Serpiano, TI 6. 11. 1965, C. Cinelli	grotta di Valcunasca, Rancio Valcuvia, près Varese, Italie 23. 11. 1966, B. Merlotti	12 km W
X 15 37 Muséum Bonn ♀	Isteiner Klotz, près Mülheim, Baden, Allemagne, 20. 7. 1965, v. Helversen	grotte du Hasenschell, Soyhières, JU 5. 2. 1967, M. Wahl	50 km SSW

Comme *Rh. hipposideros*, *Rh. ferrumequinum* est une espèce sédentaire. Les auteurs ne citent guère que des déplacements de l'ordre de quelques km. Roer (1960) indique des maxima de 27 km, 64 km (Hooper) et 104 km (Kepka), alors que Fairon (1967) cite une reprise à 69 km.

Myotis daubentoni (Kuhl)

Les seules données que l'on possède actuellement sur les déplacements de cette espèce en Suisse proviennent de l'activité de M. G. Gilliéron, qui a suivi une colonie à Clarens (près de Montreux), VD.

258 murins de Daubenton, bagués dès 1976 (A. Keller et G. Gilliéron), ont été repris au même lieu, soit à Clarens, une ou plusieurs fois, sauf trois reprises dans d'autres lieux (voir ci-dessous). Il s'agit d'une colonie estivale établie dans un immeuble locatif. On ignore encore tout du gîte hivernal. Les chauves-souris viennent dans leur quartier d'été dès avril et ne le quittent qu'en automne; quelques-unes ont encore été observées le 15. 12 (en 1977).

Seulement 3 reprises ont été faites en dehors du lieu de baguement (tableau 3). Elles font penser que le ou les quartiers d'hiver sont situés en Valais, dans la vallée inférieure du Rhône.

Tableau 3 — *Myotis daubentoni*

	B	C	D
F 169 ♀ juv.	Clarens, VD 16. 7. 1979, GG	† Monthey, VS 30. 11. 1979, M. Voisin	22 km SSE
G 089 ♀ juv.	Clarens, VD 15. 7. 1979, GG	Le Bouveret, VS 28. 7. 1979, M. Schielly	7 km SW
G 039 ♀ juv.	Clarens, VD 15. 7. 1979, GG	Vouvry, VS 5. 9. 1981, M. Pot	11 km SSW

D'après les données de la littérature, les déplacements de quartiers d'hiver à quartiers d'été atteignent plus de 100 km, jusqu'à 210 km (Haensel, 1978).

Il faut signaler ici une expérience réussie de dépaysement (homing). En effet, le 18. 8. 1976, M. A. Keller rapportait à Genève des *Myotis daubentoni* provenant de la colonie de Clarens. Bagués, ils ont été remis en liberté à Vessy, près Veyrier, au bord de l'Arve (2,5 km SE de Genève). Quatre reprises ont été faites (tableau 4).

Tableau 4 — *Myotis daubentoni*

	C	D
D 234 ♀	Sierne, GE, 27. 9. 1976 (M. Mathieu)	1,7 km E
E 160 ♂	Sierne, Ge, 8. 10. 1976 (M. Mathieu)	1,7 km E
D 268 ♀	Clarens, VD, 21. 9. 1977 (GG)	62 km ENE
D 264 ♂	Clarens, VD, 15. 7. 1981 (GG)	62 km ENE

Les deux dernières reprises indiquent un retour au gîte intéressant, puisqu'il s'agit pratiquement de la traversée du lac Léman dans toute sa longueur.

Myotis myotis (Borkhausen) et *Myotis blythi* (Tomes)

L'identification relativement récente de *M. blythi oxygnathus* (Mont.) au Valais démontre la présence simultanée des deux espèces dans au moins deux colonies: églises de Fully et de Rarogne. M. M. Desfayes y avait bagué des centaines de «grands murins» sans qu'il se doute de la présence du petit murin. Il n'est donc pas possible actuellement de savoir à laquelle de ces deux espèces se rapportent les données concernant ces colonies du Valais.

82 *Myotis «myotis»* bagués en Suisse ont été retrouvés une ou plusieurs fois. La plupart (53) ont été contrôlés dans les lieux mêmes du baguement. Une reprise indique que la chauve-souris avait adopté le même gîte l'hiver et l'été:

050 C ♂ B carrières souterraines, Baulmes, VD, 4. 11. 1965, GB
C même lieu, 23. 7. 1966, GB

29 reprises ont été effectuées à des distances s'étalant entre 0,1 et 37 km (tableau 5).

Les résultats obtenus jusqu'à présent permettent seulement de dire que les colonies estivales se dispersent en automne et gagnent des quartiers d'hiver diversifiés. Pour la plupart de ces colonies, on ne connaît pas les quartiers d'hiver, ou seulement une partie de ceux-ci. C'est ainsi que les murins de la colonie d'été de Grandson ont, semble-t-il, leurs quartiers d'hiver en faible partie dans les carrières souterraines de Baulmes (064 C, 066 C, 611 C), mais aussi dans d'autres lieux, comme la trouvaille faite à Orbe le démontre (956 B).

Pour les grandes colonies du Valais, on ne sait pratiquement rien. Desfayes (1954, 1965) a trouvé à une seule occasion, le 16. 6. 1948, une ♀ avec son petit dans la grotte du Poteu. Il y avait très probablement à cette date une petite colonie de reproduction (20 à 30 individus), la seule trouvée en grotte en Suisse.

Quant à la colonie de Schwanden (BE), étudiée par P. Zingg, un ♂ juv. bagué en été a été repris l'hiver suivant près d'Erlach (103 D).

En résumé, malgré quelques reprises récentes intéressantes, on ne peut que répéter ce que je disais déjà, en nuançant un peu, en 1962, 1965 et 1978 (cf. aussi Desfayes, 1954, 1965). Les nombreux murins bagués en hiver dans des grottes n'ont que rarement été retrouvés en été. Et, réciproquement, ceux bagués dans des quartiers d'été ne sont pas ceux qui s'abritent dans les grottes en hiver.

Les baguements réalisés dans bon nombre de pays européens ont montré que *M. myotis* fait des déplacements saisonniers réguliers, généralement de quelques km à quelques dizaines de km. Cependant, on a signalé un assez grand nombre de reprises faites à des distances supérieures à 100 km, le maxi-

Tableau 5 — *Myotis myotis* et *M. blythi*

	B	C	D
097 C ♂ juv.	Grandson (poste), VD 12. 8. 1967, GB	† Grandson (château), VD 20. 9. 1967, H. de Caboga	0,1 km
997 C ♀ juv.	Grandson, VD 24. 8. 1970, GB	† Péroset, Fiez, VD 15. 9. 1977, O. Schärer	0,5 km NW
088 C ♂ juv.	Grandson, VD 12. 8. 1967, GB	† Fiez, VD 24. 10. 1967, J. D. Perdrix	3 km NW
892 A ♀ ad.	Grandson, VD 18. 6. 1965, GB	† Provence, VD 30. 8. 1971, P. Barras	11 km NE
965 C ♀ juv.	Grandson, VD 24. 8. 1970, GB	Vaumarcus, NE 7. 4. 1971, M. Clottu	11 km NE
956 B ♂	Grandson, VD 18. 8. 1965, GB	Orbe, VD 29. 10. 1965, Etabl. Plaine de l'Orbe	13 km SW
653 C ♀ juv.	Grandson, VD 24. 8. 1970, GB	Bussigny, VD 7. 7. 1976, Soc. vaud. Protect. Anim.	29 km SSW
577 C ♀	Grandson, VD 12. 8. 1967, GB	† La Sombaille, La Chaux-de-Fonds, NE 16. 8. 1967, J. F. Robert	37 km NNE
851 A ♂	carr. Baulmes, VD 26. 8. 1964, GB	† au-dessus de Ste-Croix, VD 3. 8. 1974, J. P. Jaunin	4 km N
064 C ♀	carr. Baulmes, VD 20. 1. 1967, GB	Grandson, VD 24. 8. 1970, GB	10 km ENE
066 C ♀	carr. Baulmes, VD 26. 1. 1967, GB	Grandson, VD 24. 8. 1970, GB	10 km ENE
611 C ♀	carr. Baulmes, VD 1. 2. 1969, GB	Grandson, VD 24. 8. 1970, GB	10 km ENE
147 B ♀	Arlesheim, BL 10. 3. 1963, MM. Zelenka et Joller	† Benken, BL 13. 7. 1970, P. Brodmann	7 km WNW
11413 ♀	Arlesheim, BL 16. 5. 1963, MM. Zelenka et Joller	† Obere Ergolzbrücke, Sissach, BL 1. 8. 1966, K. Bussinger	15 km ESE
290333 ♀ juv.	Arlesheim, BL 18. 7. 1952, P. Bopp	† Niederbipp, BE 7. 1953, F. Beyeler	25 km SSE
103 A	Zweidlen/Glattfelden, ZH 29. 1. 1974, M. Diethelm	,,alten Sandsteinhöhle am Rhein'' 4. 1975, G. Widmer	(1 km)

Tableau 5 (suite)

	B	C	D
109 A	Zweidlen/Glattfelden, ZH 9. 2. 1974, M. Diethelm	Stadel, ZH 17. 4. 1974, J. Oetiker	3,5 km S
B 706 ♂	Zweidlen/Gattfelden, ZH 26. 11. 1961, M. Rutschmann	† Bülach, ZH 11. 5. 1966, Arsenal	7 km SE
238705	grotte du Poteu, VS 16. 6. 1948, MD	† Fully, VS 20. 10. 1979, R. Arlettaz	5 km SW
212 B ♀	grotte du Poteu, VS 15. 6. 1965, MD	a) grotte du Poteu, VS 21. 4. 1981, R. Arlettaz b) Fully, VS 23. 4. 1981, R. Arlettaz	5 km SW
733 C	Rarogne, VS 15. 8. 1966, MD	† Hohtenn, VS 14. 7. 1967 F. Kalbenmatter	4 km WNW
753 C	Rarogne, VS 15. 8. 1966, MD	† Sierre, VS 15. 9. 1966, Ch. Julen	20 km W
861 C	Rarogne, VS 15. 8. 1966, MD	† Genève (gare), GE 21. 7. 1967, N. Pittet	(128 km) W
312 C	Fully, VS 18. 7. 1966, MD	† Les Ilots, entre Charrat et Martigny, VS 16. 8. 1967, J. F. Robert	2 km S
227 C	Fully, VS 18. 7. 1966, MD	Le Châble (Bagnes), VS 28. 9. 1967, J. Morel	10 km SE
224 C	Fully, VS 18. 7. 1966, MD	† Orsières, VS 21. 6. 1967, H. Mottier	12 km S
ZA 6376 ♂	Genève, GE 3. 8. 1953, PS	Gaillard, Hte-Savioe 5. 8. 1953	4 km ESE
332023 ♂	Sissach, BL 17. 9. 1953, H. Mislin	† Augst, BL 2. 10. 1953, F. Feigenwinter	10 km NW
103 D ♂ juv.	Schwanden/Schüpfen, BE 20. 8. 1980, P. Zingg	Ziegelmoos/Erlach, BE 2. 1981, Stat. Sempach	25 km W

mum étant de 225 km. Bien des auteurs ont alors parlé de «migrations» pour cette espèce. Je pense qu'on peut se rallier aux dires de Strelkov (1969), rappelés au début de ce travail, et attribuer ces déplacements à longue distance à des individus erratiques.

La seule reprise en Suisse dépassant 100 km (861 C) concerne un cadavre momifié trouvé dans la gare aux marchandises de Cornavin, à Genève. Il est possible, même probable, que la chauve-souris a fait le voyage du Valais à Genève . . . en train, dans un wagon de marchandises.

Myotis mystacinus (Kuhl)

5 murins à moustache bagués en Suisse ont été repris, tous aux lieux mêmes du baguement. Les contrôles permettent seulement de dire que ces chauves-souris sont très fidèles à leurs quartiers d'hiver (tableau 6).

Tableau 6 — *Myotis mystacinus*

	B	C
283655 ♂	grotte aux Fées sup. Vallorbe, VD 20. 3. 1951, VA	même lieu, 25. 11. 1951 (VA) 12. 11. 1952 (PS) 27. 10. 1954 (VA) 2. 1. 1955 (VA)
234107 ♂	grotte aux Fées sup. Vallorbe, VD 27. 10. 1954, VA	même lieu, 25. 12. 1958 (PS/VA) 8. 10. 1961 (GB) 24. 1. 1962 (VA)

La présence occasionnelle de *M. mystacinus* aux cols des Alpes (col de Bretolet, Aellen, 1962; col de Jaman, observation de GG, cf. Vaucher, 1975) ne permet pas d'affirmer un mouvement migratoire. Cette espèce vit haut dans les Alpes et est probablement attirée aux cols par le grand nombre d'insectes qui y passent.

On ne signale pas de déplacements saisonniers importants pour cette espèce. Elle est considérée comme sédentaire (Roer, 1960). La reprise à longue distance signalée par Buresch & Beron (1962) est doublement erronée: il ne s'agit pas de 1950 km, mais seulement de 1300 et l'espèce est *Pipistrellus nathusii* (cf. Panyutin, 1968; Strelkov, 1969).

Fairon (1967) signale des déplacements jusqu'à 112 km en Belgique.

Barbastella barbastellus (Schreber)

57 barbastelles baguées en Suisse ont été reprises une ou plusieurs fois. La très grande majorité, soit 50, ont été contrôlées à l'endroit même du baguement; voici quelques exemples (tableau 7).

Les autres reprises s'échelonnent entre ces données extrêmes: 11 ans (283766) et 3 jours (D 583). Comme d'autres auteurs l'ont déjà relevé, la barbastelle est très fidèle à ses quartiers d'hiver et à ses quartiers d'été. D'autres observations faites par M. Guy Berthoud aux carrières souterraines de Baulmes montrent que cette chauve-souris peut être présente deux saisons successives (été et hiver suivant ou vice-versa) (tableau 8).

Tableau 7 — *Barbastella barbastellus*

	B	C
283766 ♂	grotte de Ver, NE 21. 2. 1952, VA	même lieu, 2. 1. 1957 (VA) 26. 12. 1959 (VA) 23. 2. 1963 (W. Lanz)
B 810 ♀	col de Bretolet, VS 22. 8. 1964, J. Aubert	même lieu, 5. 9. 1972 (R. Winkler)
A 326 ♂	grotte aux Fées sup. Vallorbe, VD 25. 12. 1958, VA	même lieu, 14. 1. 1962 (PS) 25. 10. 1963 (GB)
D 612 ♀	carr. souterraines, Baulmes, VD 4. 12. 1965, GB	même lieu, 20. 1. 1967 (GB) 28. 2. 1970 (GB)
D 583 ♂	col de Bretolet, VS 15. 8. 1973, R. Winkler	même lieu, 18. 8. 1973 (R. Winkler)

Tableau 8 — *Barbastella barbastellus*

	B	C
C 769 ♂	carr. souterraines, Baulmes, VD 13. 7. 1965, GB	même lieu, 23. 1. 1966 (GB)
B 941 ♂	carr. souterraines, Baulmes, VD 26. 8. 1964, GB	même lieu, 20. 1. 1967 (GB) 19. 8. 1967 (GB)

Les 7 reprises en dehors du lieu de baguement figurent dans le tableau 9.

Les déplacements se situent donc entre 10 et 75 km, ce qui correspond bien aux résultats trouvés ailleurs (Roer, 1960, 1967; Fairon, 1967). Dans la plupart des cas, il n'est pas possible de préciser s'il s'agit de déplacements de quartiers d'été à quartiers d'hiver et vice-versa, car le temps écoulé entre le baguement et la reprise dépasse une année. Cependant, la reprise B 842 indique bien un déplacement d'un lieu de chasse estival (col de Bretolet) à un quartier d'hiver (grotte).

En résumé, comme des résultats partiels l'avaient déjà laissé prévoir (Mislin, 1945; Aellen, 1949, 1952, 1962), la barbastelle est généralement sédentaire en Suisse. Cependant, dans certains cas, elle peut faire des déplacements saisonniers assez importants, pouvant atteindre au moins 75 km.

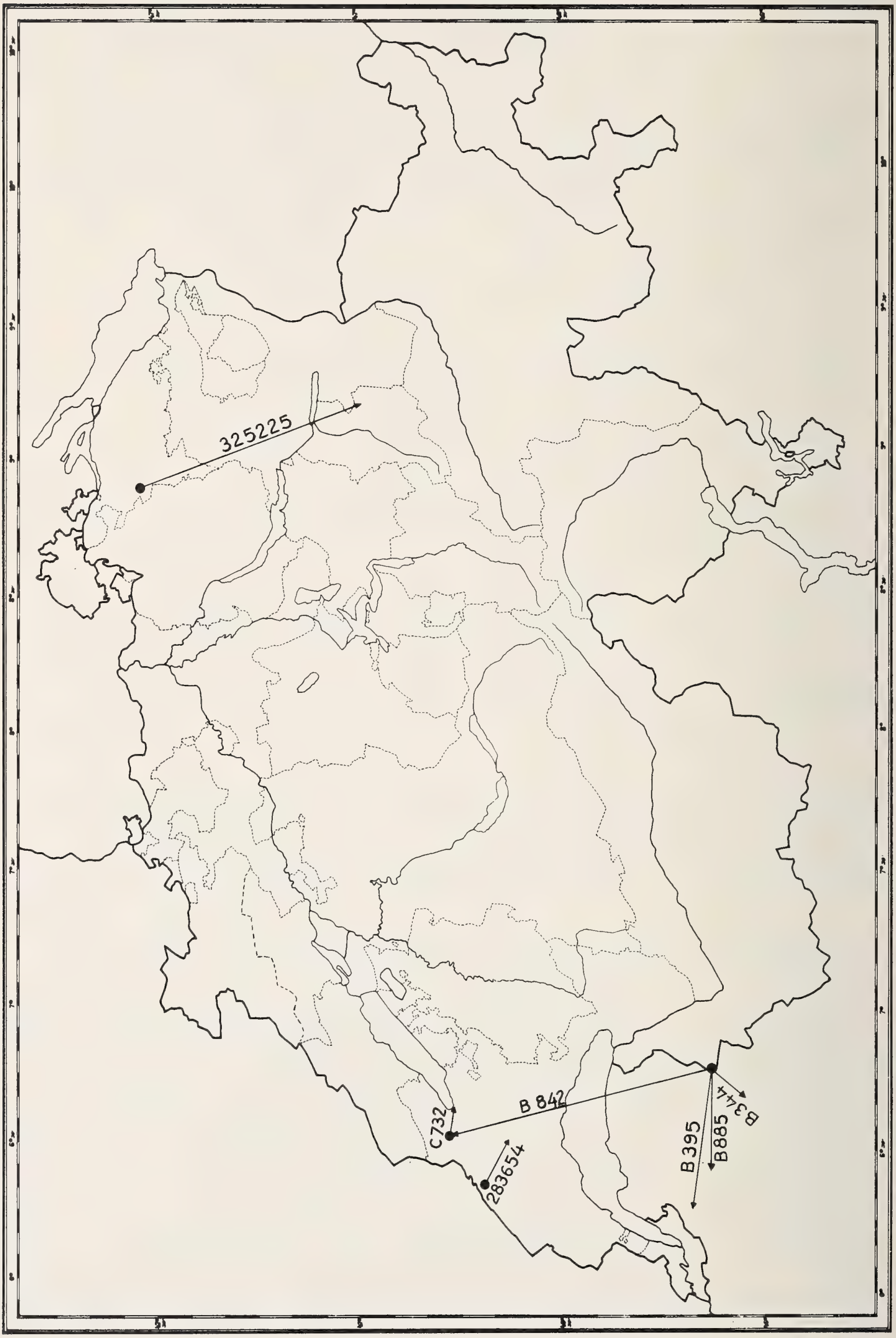

325225
B 842
C732
283654
B395
B885
B344

Fig. 1 — Déplacements de *Barbastella barbastellus* (voir tableau 9).

Tableau 9 — *Barbastella barbastellus* (voir fig. 1)

	B	C	D
C 732 ♂	carr. souterraines, Baulmes, VD 6. 12. 1964, GB	† Yverdon, VD 12. 4. 1966	10 km ESE
B 344 ♂	col de Cou/Bretolet, VS 23. 8. 1961, J. Aubert	Morillon, Hte-Savoie 19. 4. 1966, M. Burnier	12 km SW
283654 ♀	grotte aux Fées sup. Vallorbe, VD 20. 3. 1951, VA	La Sarraz, VD 21. 6. 1953, M. Bally	14 km ESE
B 885 ♀	col de Bretolet, VS 14. 9. 1965, J. Aubert	† St-Jeoire, Hte-Savoie 8. 9. 1969	26 km W
B 395 ♂	col de Bretolet, VS 2. 9. 1962, V. Dorka	Loëx/Bonne s. Menoges, Hte-Savoie 14. 9. 1964, M. Roguet	37 km W
325225 ♀	Frauenfeld, TH 13. 7. 1953, M. Furrer	Engi, GL 14. 2. 1957, M. Jenny	65 km SSE
B 842 ♂	col de Bretolet, VS 14. 9. 1964, M. Godel	carr. souterraines, Baulmes, VD 6. 12. 1964, GB	75 km NW

Tableau 10 — *Plecotus auritus* et *P. austriacus*

	B	C	D
B 707 ? ♀	grotte à Zweidlen, ZH 26. 11. 1961, E. Rutschman	† Eglisau, ZH 14. 5. 1962, K. Bodmer	4 km E
A 876 ♀	Champéry, VS 29. 8. 1958, P. Constant	† Val-d'Illiez, VS 16. 6. 1968, R. Dubosson	3,5 km NE
B 204 ♂	col de Bretolet, VS 29. 8. 1956	Champéry, VS 26. 4. 1971, G. Michaud	7 km NE
D 533 ♂	col de Bretolet, VS 6. 9. 1970, W. Kübler	† entre Val-d'Illiez et Champéry, VS 19. 5. 1971, R. Voisin	env. 9 km NE
E 748 ♂	col de Bretolet, VS 12. 9. 1974, R. Winkler	Troistorrents, VS 25. 10. 1974, G. Michaud	13,5 km NE
B 106 ♂	col de Bretolet, VS 8. 9. 1958, M. Godel	a) même lieu, 2. 10. 1959 b) Val-d'Illiez, VS 13. 5. 1960	env. 10 km NE

Plecotus auritus (Linné) et *Plecotus austriacus* (Fischer)

40 oreillards (la plupart probablement de l'espèce *auritus*) bagués en Suisse ont été contrôlés par la suite. Presque tous ont été repris aux lieux mêmes du baguement. 6 trouvailles ont été faites à des distances ne dépassant pas 14 km (tableau 10).

Ces résultats étaient à prévoir. On sait depuis longtemps que l'oreillard est très sédentaire (cf. Aellen, 1962).

On peut signaler ici un record de longévité pour *P. auritus* (tableau 11).

Tableau 11 — *Plecotus auritus*

	B	C
B 292 ♀	col de Bretolet, VS 1. 9. 1960	même lieu, 23. 3. 1961 8. 9. 1976 (R. Winkler) 23. 8. 1980 (L. Jenni)

Cette chauve-souris a donc été reprise vivante, en bonne santé apparente, 19 ans 11 mois et 22 jours après son baguement. En admettant qu'elle était née la même année, elle a atteint l'âge d'au moins 20 ans (cf. Jenni, 1981).

Eptesicus nilssoni (Keyserling & Blasius)

13 sérotines boréales baguées en Suisse ont été retrouvées aux lieux mêmes du baguement. Les reprises les plus intéressantes figurent dans le tableau 12.

Comme d'autres auteurs l'ont déjà précisé, *Eptesicus nilssoni* est une espèce sédentaire. Un déplacement de 115 km est signalé par Kraus & Gauckler

Tableau 12 — *Eptesicus nilssoni*

	B	C
C 794 ♂	grotte aux Fées sup. Vallorbe, VD 19. 8. 1965, GB	même lieu, 29. 11. 1965 (VA)
B 375 ♂	col de Bretolet, VS 19. 8. 1962, V. Dorka	même lieu, 2. 9. 1962 (U. Glutz) 26. 8. 1968 (J. Aubert)
B 026 ♂	col de Bretolet, VS 16. 8. 1958, F. Vuilleumier	même lieu, 28. 8. 1968 (J. Aubert)
. . . ♀	entre Môtiers et Fleurier, NE 8. 1980, P. Moeschler et M. Blant	même lieu, 8. 1981 (P. Moeschler et M. Blant)

(1966) en Bavière. En Suisse, cette espèce paraît aussi sédentaire, aussi bien dans les Alpes que dans le Jura (cf. aussi Aellen, 1962, 1978). Le contrôle C 794 montre qu'il n'y a même pas eu de déplacement d'un quartier d'été à un quartier d'hiver.

La reprise B 026 constitue un record de longévité pour la sérotine boréale, soit 10 ans et 12 jours au moins. Un autre *E. nilssoni* a aussi été repris après plus de 10 ans: B 398 (♂) bagué au col de Bretolet le 4. 9. 1962 et contrôlé au même lieu les 19. 8. 1968 et 5. 9. 1972 (R. Winkler), soit 10 ans et 1 jour plus tard. Le record valable jusqu'à présent était celui signalé par Barta (1974, 1976): 9 ans, 10 mois et 23 jours.

Eptesicus serotinus (Schreber)

Cinq sérotines baguées en Suisse ont été reprises ultérieurement, toutes dans les mêmes lieux. Aussi bien les dates des baguements que celles des reprises concernent la belle saison, de fin mai au début de septembre. N'ayant pas été trouvée dans ces lieux à la saison hivernale, on peut en conclure que cette espèce fait des déplacements de quartiers d'été à quartiers d'hiver, mais on ignore encore tout de ces derniers et de la distance parcourue.

L'espèce est considérée comme sédentaire, mais est capable de déplacements erratiques de plusieurs centaines de km, par exemple en Allemagne, 330 km (Havekost, 1960).

Miniopterus schreibersi (Kuhl)

Les données sur les reprises de minioptères concernant la Suisse sont très nombreuses. Elles sont de deux sortes: a) minioptères bagués en Suisse et contrôlés en France; b) minioptères bagués en France et contrôlés en Suisse. Je renonce, dans cet article, à présenter l'analyse de ces données. Elles suffiraient à elles seules à constituer un article particulier. Je me contenterai de rappeler ce que j'ai déjà écrit sur nos minioptères (1952, 1965, 1978) et ce que d'autres auteurs ont dit au sujet de leurs déplacements (Desfayes, 1954, 1965; Constant, 1957, 1958; Schnetter, 1960; cf. aussi les travaux de Roer, 1960, 1967, 1971).

Les minioptères de la Suisse appartiennent à une seule population qui fréquente plus ou moins régulièrement un vaste territoire comprenant les cantons de GE, VD, VS, BE et NE, la région de Freiburg im Breisgau (Allemagne) et les départements français du Haut-Rhin, des Vosges, de la Haute-Saône, de la Côte-d'Or, du Doubs, du Jura, de la Saône-et-Loire, de l'Ain et de l'Isère. A l'intérieur de ce territoire à cheval sur la chaîne du Jura, les minioptères se déplacent par groupes ou isolément, d'une façon irrégulière et apparemment anarchique. A l'occasion de ces déplacements, que l'on ne peut guère qualifier de migrations, ils franchissent facilement des distances de l'ordre de 100 à 200 km et même plus.

Aucun lieu de reproduction n'est connu en Suisse. On sait qu'une partie de nos minioptères au moins mettent bas dans deux grottes du Jura français, soit aux environs de Lons-le-Saunier (Jura) et de Vesoul (Haute-Saône). Les grottes de la Suisse servent, ou ont servi, de quartiers d'hivernage, d'estivage (sans mise-bas) et de lieux de passage.

Strelkov (1969) classe le minioptère parmi les espèces sédentaires, malgré les distances franchies, qui atteignent presque 300 km dans nos régions.

J'ai déjà eu l'occasion de signaler un record de longévité pour cette espèce (1978), soit un âge d'au moins 15 ans et 6 mois.

Nyctalus leisleri **(Kuhl)**

Quelques dizaines de noctules de Leisler ont été observées ou baguées aux cols de Bretolet (VS), de Balme, Trient (VS) (Catzeflis, 1981), de Jaman (VD) (Gilliéron) (Vaucher, 1975), et de Bérard (Haute-Savoie) (Dejonghe, 1977).

Deux reprises, à quelques jours du baguement, ne permettent pas de tirer des conclusions, quant à des déplacements éventuels (tableau 13).

Tableau 13 — *Nyctalus leisleri*

	B	C
E 604 ♂	col de Balme, VS, 3. 8. 1973, F. Catzeflis	même lieu, 9. 8. 1973 (F. Catzeflis)
E 612 ♂	col de Balme, VS 27. 8. 1973, F. Catzeflis	même lieu, 29. 8. 1973 (F. Catzeflis)

Cette espèce est considérée comme migratrice par Strelkov (1969), bien qu'aucune donnée sûre basée sur la méthode du baguement ne permette de l'affirmer.

Nyctalus noctula **(Schreber)**

Cette espèce est bien connue pour entreprendre des migrations saisonnières importantes, parfois de plus de 1000 km (Panyutin, 1968; Stratmann, 1978; Roer, 1967, 1977; Heise & Schmidt, 1979).

30 reprises de noctules concernent la Suisse; 13 ont été faites à l'endroit même du baguement. Pour plusieurs déplacements, il faut préciser qu'il s'agit en fait de dépaysements et retours au gîte (cf. plus loin). 8 reprises concernent des déplacements «naturels» (tableau 14).

La noctule est l'une de nos rares espèces de chauves-souris qui peut entreprendre de longs déplacements qualifiables de migrations. Malgré ces reprises récentes de noctules, notamment celles baguées en Allemagne de l'Est, nous

Tableau 14 — *Nyctalus noctula* (voir fig. 2)

	B	C	D
074 C ♂	Changins, VD 6. 1967, GB	Lausanne, VD 4. 12. 1967, GB	34 km ENE
628 A ♂	col de Cou, VS 25. 9. 1962, V. Dorka	† Prés-de-Vers, Rolle, VD 1. 7. 1964, C. Roche-Rod	48 km NW
478 C ♀	col de Jaman, VD 17. 9. 1978, GG	† Gundershofen, Schwäbische Alb, Allemagne 28. 6. 1980, H. Frank	280 km NW
*X 37318 ♀ juv.	Prenzlau, DDR 8. 8. 1974, G. Heise	Hahnenmoospass, BE 15. 9. 1974, O. Biber	890 km SW
*X 40389 ♀ ad.	Prenzlau, DDR 11. 8. 1976, G. Heise	Lausanne, VD 4. 12. 1977, GB	915 km SW
*X 9568 ♂ juv.	Prenzlau, DDR 28. 7. 1970	Schänis, SG 24. 9. 1970	770 km SW
*X 39699 ♀ juv.	Ragow/Beeskow, DDR 10. 8. 1975, A. Schmidt	† Oberriet, SG 5. 9. 1975, S. Baumgartner	635 km SW
*X 40624 ♂ juv.	Ragow/Beeskow, DDR 21. 7. 1977	† Vechigen, BE 7. 5. 1978	775 km SW

* Ces bagues portent l'indication ILN Dresden (Institut für Landschaftsforschung und Naturschutz Halle). La reprise X 37318 est déjà signalée par Jacquat (1975), Hiebsch (1976) et Heise & Schmidt (1979); les reprises X 40389, X 9568 et X 40624 par Heise & Schmidt (1979); la reprise X 39699 par Jacquat (1978) et Heise & Schmidt (1979).

ne connaissons pas encore toutes les modalités de ces migrations. Il semble bien que toutes nos noctules ne font pas des déplacements saisonniers importants. En effet, l'observation de G. Berthoud est significative à ce sujet: 1 ♂ bagué en été à Changins est repris en gîte d'hiver à Lausanne (074 C).

La reprise, quelque 2 ans plus tard, à Rolle d'une noctule baguée au col de Cou (près du col de Bretolet), n'apporte guère de renseignements utiles (628 A); celle baguée au col de Jaman et reprise dans le Jura Souabe (478 C) est analysée ci-dessous.

Les reprises de noctules baguées à Prenzlau (environ 95 km NNE de Berlin) et à Ragow (près de Beeskow, environ 70 km SE de Berlin) montrent nettement une migration dans le sens SW, de quartiers d'été vers des quartiers d'hiver. Dans un cas seulement (X 40389), ce gîte d'hiver est bien défini; il s'agit d'un bâtiment de Lausanne (derrière un volet) où a d'ailleurs aussi été retrouvée à la même date une noctule baguée en été à l' W (074 C).

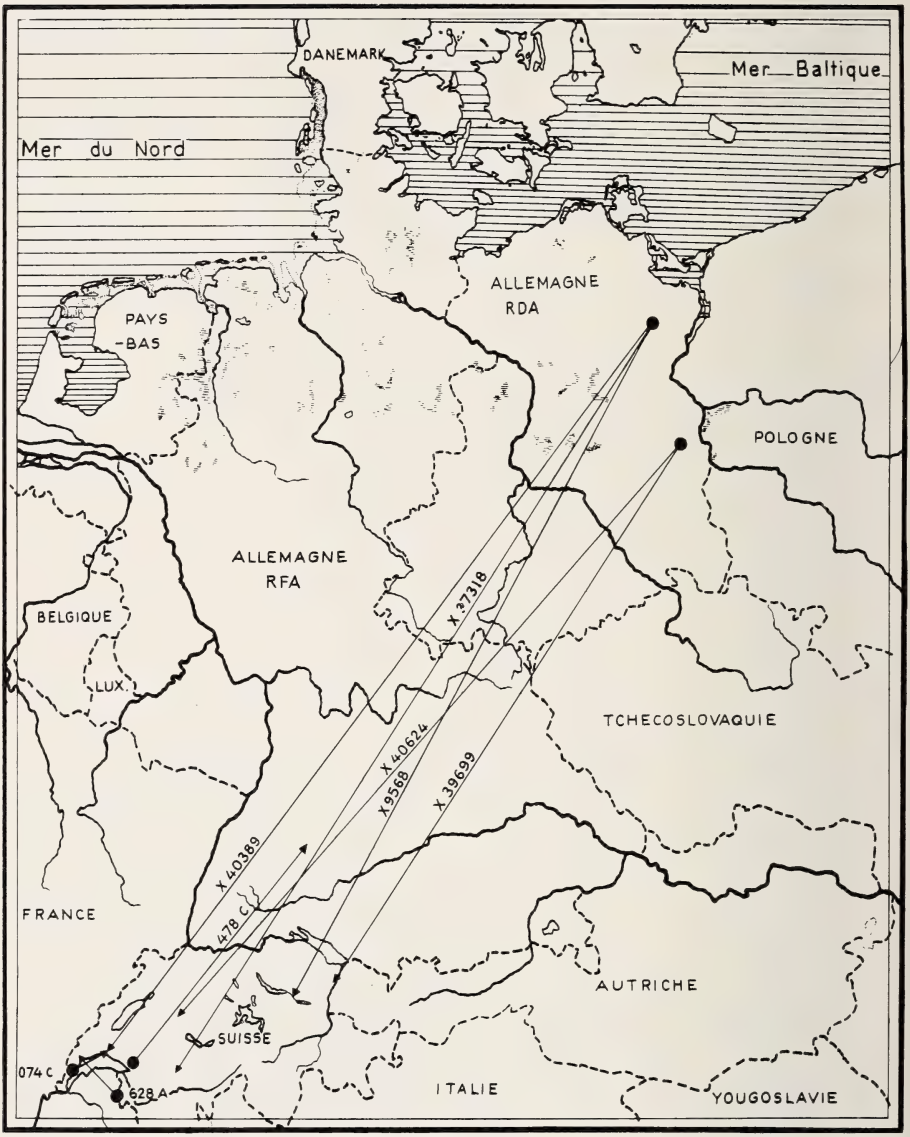

DANEMARK
Mer Baltique
Mer du Nord
ALLEMAGNE RDA
PAYS -BAS
POLOGNE
ALLEMAGNE RFA
BELGIQUE
LUX.
X 37318
TCHECOSLOVAQUIE
X 40624
X9568
X 39699
X 40389
478 C
FRANCE
AUTRICHE
SUISSE
074 C
628 A
ITALIE
YOUGOSLAVIE

Fig. 2 — Migrations de *Nyctalus noctula* (voir tableau 14).

Le cas de la noctule baguée X 40624 peut être interprété ainsi: juillet 1977, Ragow; migration vers la Suisse (hiver 1977—78); mai 1978, Berne, en migration de printemps vers l'Allemagne.

Le cas de la noctule retrouvée dans le Jura Souabe (478 C) peut s'expliquer aussi d'une façon analogue: septembre 1978, col de Jaman, migrateur venu d'Allemagne pour hiverner (1978—79); juin 1980, Gundershofen (animal trouvé mort depuis longtemps, in litt. 30. 6. 1980 H. Frank), peut-être en migration de printemps vers l'Allemagne.

En plus de ces migrations «naturelles» de noctules, il faut signaler ici trois cas de dépaysement et de retour au gîte (homing). Dans chaque cas, il s'est agi de sauver des colonies de chauves-souris dérangées en plein hiver par des travaux divers.

a) Le 5. 12. 1958, je recevais de Uster (ZH) 168 noctules (95 ♂, 75 ♀) provenant d'un toit en réfection d'une brasserie. Après avoir été baguées, les chauves-souris ont été remises en liberté, en partie dans un bâtiment de Genolier (VD) (154 individus), connu pour abriter de nombreuses chauves-souris en

Tableau 15 — Noctules venant d'Uster, ZH (voir fig. 3)

	B	C	D
091 A ♀	Genolier, VD 6. 12. 1958, VA	Mimorey, VD 10. 3. 1959, R. Trembley	2 km SSE
073 A ♂	Genolier, VD 6. 12. 1958, VA	Moulin de la Cézille, Bégnins, VD 28. 3. 1959, E. Ungara	2 km NE
244 A ♂	Genolier, VD 6. 12. 1958, VA	† Yvoire, Haute-Savoie 15. 5. 1959, M. Pachoud	11 km SE
137 A ♀	Genolier, VD 6. 12. 1958, VA	St-Imier, BE 23. 2. 1959, N. Nardin	100 km NE
118 A ♀	Genolier, VD 6. 12. 1958, VA	Uster, ZH 27. 11. 1961, W. Frei et M. Hecker	216 km ENE

Tableau 16 — Noctules venant d'Uster, ZH (voir fig. 3)

	B	C	D
069 B ♂	Pinchat, GE 17. 11. 1967, VA	† St-Sulpice, VD 25. 7. 1968, M. Jaeger	47 km NE
067 B ♀	Pinchat, GE 17. 11. 1967, VA	† Font/Estavayer, FR 11. 5. 1968, G. Banderet	88 km NE
044 B ♂	Pinchat, GE 17. 11. 1967	Ostermundigen, BE 27. 11. 1967, R. Wirth	132 km NE

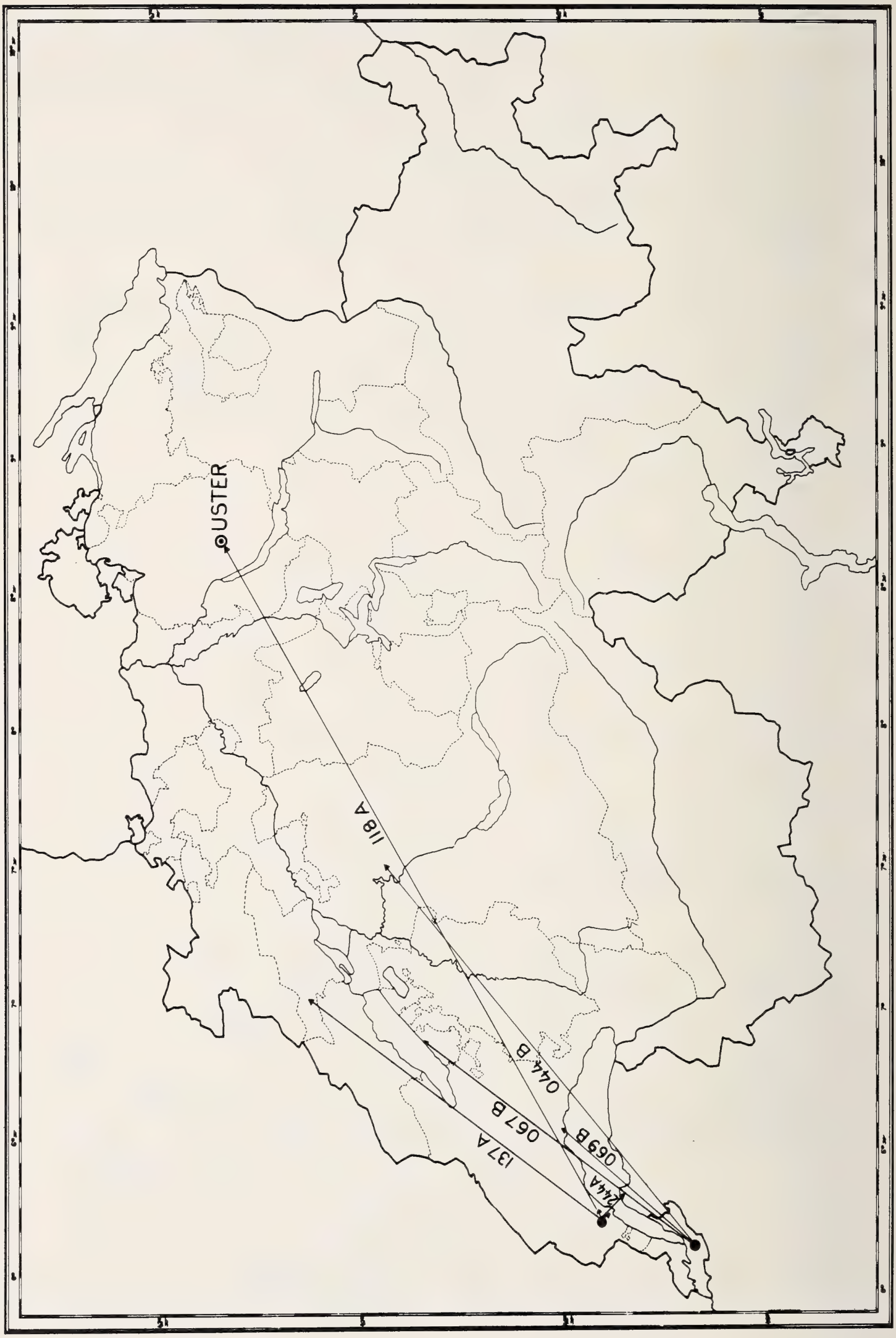

USTER
118 A
044 B
067 B
069 B
137 A
044 A

Fig. 3 — *Nyctalus noctula*, dépaysements et retours au gîte (voir tableaux 15 et 16).

été, en partie (13 individus) dans une grotte près de Vaulion (VD). Cinq noctules relâchées à Genolier ont été reprises, soit à proximité immédiate, ou plus loin jusqu'au lieu d'origine, soit Uster (tableau 15).

b) Le 17. 11. 1967, je recevais 56 noctules (34 ♂, 22 ♀) provenant d'une école à Uster (ZH) (P. Padrun). Après avoir été baguées, elles ont été remises en liberté dans des nichoirs à Pinchat, Carouge (GE). 3 noctules ont été contrôlées plus tard, sur le chemin du retour au lieu d'origine (tableau 16).

c) Le 4. 12. 1977, une colonie de 278 noctules était découverte derrière un volet en pleine ville de Lausanne. A cause de transformations à la façade du bâtiment, cette colonie a dû être déplacée. M. G. Berthoud en a pris soin en hiver et au printemps suivant, le 22. 3. 1978, les noctules ont été déposées dans un abri ouvert à Rivaz (12 km SE de Lausanne). L'une de ces noctules a été retrouvée morte, momifiée, dans une cheminée à Erlach, au bord du lac de Bienne (tableau 17). Etait-elle en migration printanière pour regagner ses quartiers d'été en Allemagne?

Tableau 17 — Noctule venant de Lausanne, VD

	B	C	D
771 B ♂	Rivaz, VD 22. 3. 1978, GB	† Erlach, BE 14. 5. 1980, P. Forster	68 km NE

En résumé, la noctule se trouve en colonies en Suisse, aussi bien dans des gîtes d'hiver que des gîtes d'été. Les baguements effectués en Suisse et en Allemagne de l'Est ont montré qu'elle est capable de migrations saisonnières assez importantes, de l'ordre de plusieurs centaines de km (jusqu'à 915 km). Cependant, il semble bien que certaines noctules ne font pas de déplacements importants et restent en Suisse toute l'année.

Pipistrellus nathusii (Keyserling & Blasius)

Malgré le grand nombre de pipistrelles de Nathusius baguées en Suisse, aucune n'a été contrôlée plus tard. Par contre, deux individus bagués en Allemagne de l'Est ont été repris en Suisse. Ces informations inédites m'ont aimablement été transmises par Monsieur L. Jenni, de la Station ornithologique suisse de Sempach (tableau 18).

Malheureusement, comme ces chauves-souris ont été retrouvées mortes, on ne peut que supposer qu'il s'agit de migrations de quartiers d'été situés en Allemagne de l'Est vers des quartiers d'hiver situés au SW, soit en Suisse ou plus loin encore. Les trouvailles signalées dans les environs de Zurich par Claude (1976) seulement pendant la période hivernale sont un argument en faveur d'une hibernation au moins partielle en Suisse.

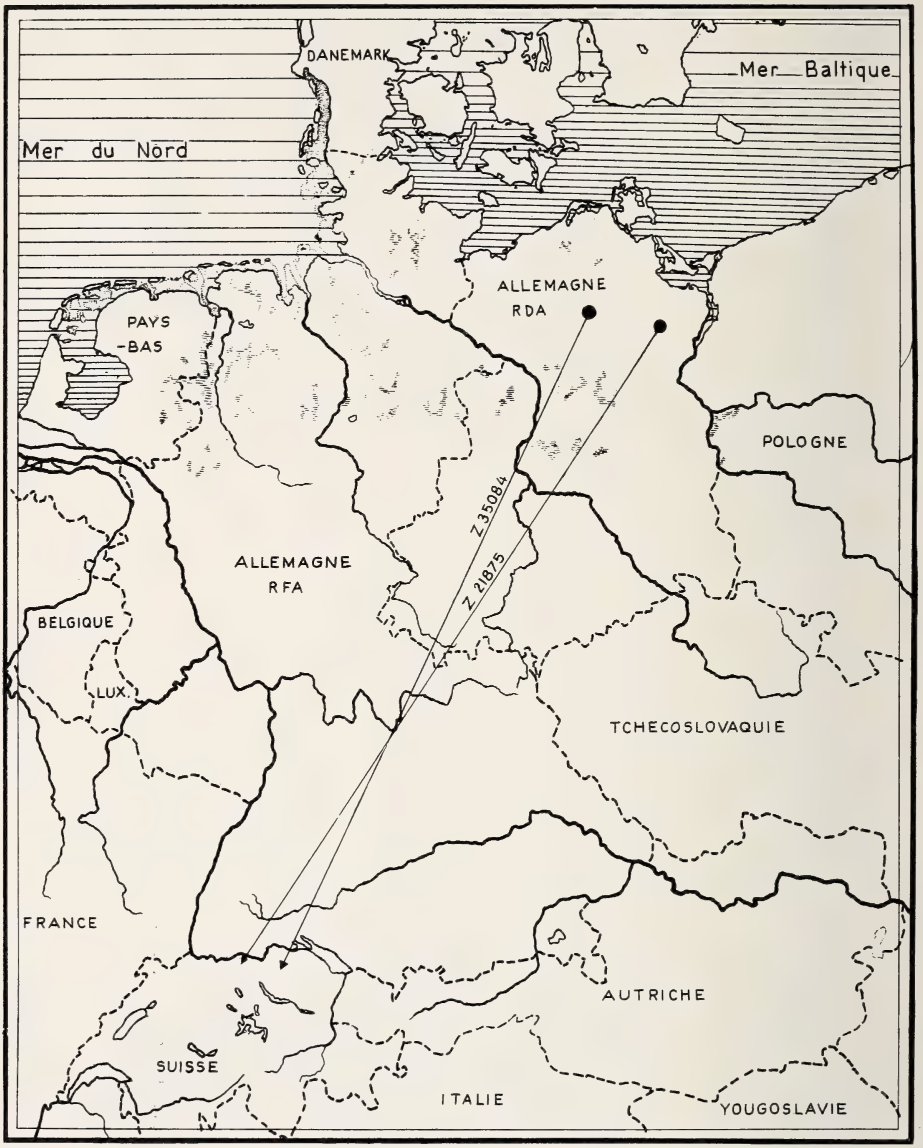

DANEMARK
Mer Baltique
Mer du Nord
PAYS -BAS
ALLEMAGNE RDA
POLOGNE
ALLEMAGNE RFA
Z 35084
Z 21875
BELGIQUE
LUX.
TCHECOSLOVAQUIE
FRANCE
AUTRICHE
SUISSE
ITALIE
YOUGOSLAVIE

Fig. 4 — Migrations de *Pipistrellus nathusii* (voir tableau 18).

La pipistrelle de Nathusius a été observée souvent à nos cols alpins: cols de Bretolet (Aellen, 1962), de Balme (Catzeflis, 1981), de Jaman (GG, Vaucher, 1975). Mais jusqu'aux trouvailles citées ci-dessus, rien ne prouvait des déplacements importants.

Tableau 18 — *Pipistrellus nathusii* (voir fig. 4)

	B	C	D
ILN Z 35084 ♀ juv.	Waren-Ecktannen, 118 km NNW Berlin 4. 8. 1980, ILN	† Wellhausen, près Frauenfeld, TH 22. 4. 1981, J. Keller	env. 705 km SW
ILN Z 21875 ♀ juv.	Melzower Forst, Prenzlau 95 km NNE Berlin 3. 8. 1974, ILN	† Koblenz, AG 3. 1976, A. Klaus	env. 740 km SW

Cependant, la question s'était posée lorsqu'en 1963, je reçus de la Station ornithologique de Sempach (U. Glutz) une pipistrelle de Nathusius (♂ subad. de Sempach, 7. 7. 1963) sur laquelle je trouvai des larves d'acariens Ixodidés. Celles-ci, identifiées par MM. Beaucournu et Hoogstraal se révélèrent appartenir à deux espèces, *Argas vespertilionis* (Latr.) et *Argas transgariepinus* White (cf. Beaucournu, 1966; Hoogstraal et al., 1967). Si la première est banale, la seconde mérite une attention plus grande. En effet, actuellement *Argas transgariepinus* n'est connu que de la région éthiopienne (Afrique du Sud) et de la sous-région méditerranéenne, d'Israël et d'Egypte à l'Espagne (carte in Beaucournu & Clerc, 1968). Espèce nouvelle pour la Suisse (qui constitue le point le plus septentrional de l'aire de répartition et le seul au nord des Alpes), cette tique aurait pu être amenée par une chauve-souris migratrice venant du sud. C'est ce que pensaient Hoogstraal et al. (1967). Les migrations connues de *Pipistrellus nathusii*, tout en n'excluant pas cette éventualité, ne parlent guère en faveur d'un tel transport. En Europe de l'Est, on connaît des migrations de plus de 1000 km, de la région de Voronej (Russie) vers le S et le SW, soit en Turquie, Grèce et Bulgarie (cf. Strelkov, 1969; Roer, 1973). En Europe centrale et occidentale, les grands déplacements connus ont aussi été effectués vers le S et le SW: de Plön (Schleswig-Holstein, RFA) et de Prenzlau (RDA) à la Tour du Valat (Bouches-du-Rhône, France), soit 1280 km environ (Heise, 1976); de Ecktannen (RDA) à Arradon (Morbihan, France), soit aussi 1280 km (Stratmann, 1976; enfin de Berlin à Ruette (Belgique), soit environ 670 km (Fairon & Jooris, 1980). On m'a signalé encore une reprise en France d'une pipistrelle de Nathusius baguée en Lithuanie. Aucune de ces reprises n'indique une migration par-dessus la chaîne des Alpes, bien que cette espèce y ait souvent été observée, comme je l'ai rappelé ci-dessus. La présence de la tique *Argas transgariepinus* sur une *P. nathusii* trouvée au N des Alpes n'est donc pas expliquée, dans l'état actuel de nos connaissances, par les migrations de cette chauve-souris.

Vespertilio murinus Linné

Environ 80 sérotines bicolores ont été baguées au col de Bretolet (VS). Une seule a été contrôlée par la suite (tableau 19).

Tableau 19 — *Vespertilio murinus*

	B	C	D
B 143 ♂ ad.	col de Bretolet, VS 26. 8. 1959, G. de Crousaz	† St-Jean-de-Moirans, Isère, France, 21. 10. 1960, G. Renevier	130 km SW

Cette reprise est déjà signalée dans mon travail de 1962; elle est restée malheureusement unique jusqu'à présent. Les baguements faits à l'étranger concernant cette espèce sont peu nombreux et Ryberg (1947) ne signale pas de déplacements notoires en Suède. Strelkov (1969) a résumé les données des baguements effectués en Russie d'Europe: une reprise à 360 km, une autre faite en Roumanie à 800 km et enfin le record, une reprise faite en Autriche à 850 km du lieu de baguement. Pour Strelkov, *Vespertilio murinus* appartient aux espèces migratrices. Vu le peu de contrôles connus, on pourrait penser aussi à de l'erratisme.

Conclusion

En conclusion, on peut dire que nos connaissances sur les déplacements des chauves-souris en Suisse sont encore très incomplètes. Si nous savons quelles sont les espèces sédentaires et celles susceptibles de faire des migrations, nous ne connaissons encore que très peu de choses sur les modalités de ces dernières. Les reprises récentes concernant surtout *Nyctalus noctula* et *Pipistrellus nathusii* sont toutefois fort instructives et encourageantes.

Il paraît donc indispensable de poursuivre le baguement de quelques espèces, mais selon une éthique et un contrôle rigoureux, afin de causer le moins de dérangement possible à ces animaux hypersensibles.

Résumé

Les données acquises jusqu'à présent permettent de dire que la plupart des espèces sont sédentaires et ne font que des déplacements limités ne dépassant que rarement 50 km. Quelques espèces, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus nathusii* et probablement *Vespertilio murinus*, font des migrations saisonnières relativement importantes, de l'ordre de plusieurs centaines de km. Le cas de *Miniopterus schreibersi* est particulier et n'est qu'esquissé dans ce travail; cette espèce fait des déplacements apparemment anarchiques, souvent de plusieurs centaines de km, dans un vaste territoire bien délimité à cheval sur la chaîne du Jura.

Quelques records absolus de longévité sont signalés: *Plecotus auritus* 20 ans; *Eptesicus nilssoni* 10 ans; *Miniopterus schreibersi* 15 ans et 6 mois.

Summary

Recent data confirm that most of the species are sedentary, their limited migrations rarely exceed 50 kilometers. Some species, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus nathusii* and probably *Vespertilio murinus*, are showing relatively important seasonal migrations of some hundreds of kilometers. The particular case of *Miniopterus schreibersi* is only shortly discussed in this paper; in a huge well defined territory across the Jura Mountains the species covers, during apparently anarchical migrations, frequently some hundreds of kilometers.

Some absolute records of longevity are mentioned: *Plecotus auritus* 20 years; *Eptesicus nilssoni* 10 years; *Miniopterus schreibersi* 15 years and 6 months.

Zusammenfassung

Unsere bisher gewonnenen Erkenntnisse erlauben die Aussage, daß die meisten Arten ortsgebunden sind und ihre Wanderungen kaum weiter als 50 km reichen. Einige Arten, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus nathusii* und wahrscheinlich *Vespertilio murinus*, legen während ihrer jahreszeitlich bedingten Wanderungen beträchtliche Distanzen zurück (mehrere hundert Kilometer). Die Besonderheit von *Miniopterus schreibersi* wird in dieser Arbeit nur angedeutet; diese Art führt anscheinend ungeordnete Wanderungen durch, oft von mehreren hundert Kilometern, in einem großen, gut begrenztem Gebiet beiderseits des Jura-Gebirges.

Einige absolute Rekorde von Langlebigkeit werden gemeldet: *Plecotus auritus* 20 Jahre; *Eptesicus nilssoni* 10 Jahre; *Miniopterus schreibersi* 15 Jahre und 6 Monate.

Références bibliographiques

Divers auteurs (1960): Berichte und Ergebnisse von Markierungsversuchen an Fledermäusen in Deutschland und Österreich. — Bonn. zool. Beitr. 11, Sonderheft: 263 pp.

— (1971): Berichte und Ergebnisse von Markierungsversuchen an Fledermäusen in Europa. Teil II. — Decheniana, Beiheft 18: VI + 151 pp.

Aellen, V. (1949): Les chauves-souris du Jura neuchâtelois et leurs migrations. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 72: 23—90.

— (1952): Baguement des chauves-souris dans le Jura suisse. — Ornithol. Beob. 49: 8—17.

— (1957): Nouvelles bagues pour les chauves-souris. — Stalactite (Org. Soc. suisse Spéléol.) 7 (2): 138—139.

— (1962): Le baguement des chauves-souris au col de Bretolet (Valais). — Arch. Sci. Genève 14 (1961): 365—392.

— (1965): Les chauves-souris cavernicoles de la Suisse. — Int. J. Spéléol. 1 (3): 269—278.

— (1978): Les chauves-souris du canton de Neuchâtel, Suisse (Mammalia, Chiroptera). — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 101: 5—26.

Baker, R.R. (1978): The evolutionary ecology of animal migration. — Hodder &

Stoughton Educ., Sevenoaks, GB, XXI + 1012 pp.

Barta, Z. (1974): Wiederfund einer *Eptesicus nilssoni* (Keyserling & Blasius, 1839) nach 10 Jahren. — Myotis 12: 49.

— (1976): Eine beringte Nordfledermaus, *Eptesicus nilssoni* Keyserling und Blasius 1839, nach zehn Jahren wiedergefunden. — Nyctalus 5 (1973): 25.

Beaucournu, J.C. (1966): Sur quelques Ixodoidea (Acariens) paléarctiques inféodés aux micro-chiroptères. — Anns. Parasit. Paris 41 (5): 495—502.

— & B. Clerc (1968): *Argas (Secretargas) transgariepinus* White, 1846, tique nouvelle pour la France et l'Algérie. — Vie et Milieu, Sér. C 19 (1): 233—236.

Buresch, I., & P. Beron (1962): Zwei neue weitreichende Wanderungen der Fledermäuse. — Bull. Inst. Zool. Mus., Sofia 11: 47—57.

Catzeflis, F. (1981): Aperçu faunistique des micromammifères de la vallée de Chamonix (Haute-Savoie). — Arve-Léman-Savoie-Nature, Bonneville 28 (1980): 13—20.

Claude, C. (1976): Funde von Rauhhautfledermäusen, *Pipistrellus nathusii* in Zürich. — Myotis 14: 30—36.

Constant, P. (1957): Contribution à l'étude du minioptère. — Trav. Lab. Zool. Stat. aqu. Grimaldi Fac. Sci. Dijon 22: 24—31.

— (1958): Une réalisation du centre de baguage de Dijon. Le travail d'équipe en chiroptérologie. — Sous le Plancher (Org. Spéléo-Cl. Dijon) 2: 21—27.

Dejonghe, J.F. (1977): Contribution à l'étude des migrations de haute altitude dans les Alpes occidentales: Col de Bérard, 2460 à 2600 mètres, Haute-Savoie. — Nos Oiseaux 34 (1): 33—35.

Desfayes, M. (1954): Les chauves-souris de la grotte du Poteux (Saillon). — Bull. Murithienne, Sion 71: 46—51.

— (1965): Les chauves-souris. — Bull. Murithienne, Sion 82: 1—5.

Eisentraut, M. (1936): Ergebnisse der Fledermausberingung nach dreijähriger Versuchszeit. — Z. Morph. Ökol. Tiere 31: 1—26.

Fairon, J. (1967): Vingt-cinq années de baguage des chiroptères en Belgique. — Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. 43 (28): 1—37.

— & R. Jooris (1980): *Pipistrellus nathusii* en Belgique. — Bull. Centre Bagu. Rech. cheiropt. Belg., Bruxelles 6: 40—41.

Haensel, J. (1978): Saisonwanderungen und Winterquartierwechsel bei Wasserfledermäusen (*Myotis daubentoni*). — Nyctalus, N.F. 1: 33—40.

Harmata, W. (1969): Fernfund einer Kleinen Hufeisennase (*Rhinolophus hipposideros*) in Polen. — Myotis 6: 26—27.

Havekost, H. (1960): Die Beringung der Breitflügelfledermaus (*Eptesicus serotinus* Schreber) im Oldenburger Land. — Bonn. zool. Beitr. 11, Sonderheft: 222—233.

Heise, G. (1976): Fernfund einer Rauhhautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*). — Nyctalus 5 (1973): 17—18.

— & A. Schmidt (1979): Wo überwintern im Norden der DDR beheimatete Abendsegler (*Nyctalus noctula*)? — Nyctalus, N.F. 1 (2): 81—84.

Hiebsch, H. (1976): Bericht über die Fledermausmarkierung im Jahre 1973/74. — Nyctalus 5 (1973): 1—5.

Hoogstraal, H., G. Uilenberg & C.P. Blanc (1967): The *Argas* subgenus *Secretargas* (Ixodoidea, Argasidae) in Madagascar: descriptions of *A. (S.) echinops*, new species, and of the adults and nymph of *A. (S.) hoogstraali*. — Ann. entom. Soc. Amer. 60 (1): 149—162.

Jacquat, B. (1975): Schweizerische Ringfundmeldung für 1973 und 1974. — Ornithol. Beob. 72: 235—279.

— (1978): Schweizerische Ringfundmeldung für 1975 und 1976 (67. Ringfundbericht). — Ornithol. Beob. 75: 133—169.

Jenni, L. (1981): L'activité ornithologique au col de Bretolet en 1980. — Nos Oiseaux 36: 109—112.

Kraus, M., & A. Gauckler (1966): Zwei wiederentdeckte bayerische Fledermausarten. Das Graue Langohr, *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829), und die Nordfledermaus, *Eptesicus nilssoni* (Keyserling et Blasius, 1839). — Mitt. naturhist. Ges. Nürnberg 1: 1—5.

Krzanowski, A. (1977): Bibliography of bats (Mammalia: Chiroptera) 1958—67. — Inst. Syst. experim. Zool. Polish Acad. Sci., Krakow: 599 pp.

Mislin, H. (1945): Zur Biologie der Chiroptera, III. Erste Ergebnisse der Fledermausberingung im Jura (Beobachtungen in den Winterquartieren 1940/45). — Revue suisse Zool. 52: 371—376.

Panyutin, K.K. (1968): (Far-distant migration of bats ringed in the Voronezh reserve.) — Migr. Zhitov. 5: 182—184. (En russe).

Roer, H. (1960): Vorläufige Ergebnisse der Fledermaus-Beringung und Literaturübersicht. — Bonn. zool. Beitr. 11, Sonderheft: 234—263.

— (1967): Wanderungen der Fledermäuse. — In: Heidiger, H. (édit.): Die Straßen der Tiere, 102—119. Vieweg, Braunschweig.

— (1971a): Weitere Ergebnisse und Aufgaben der Fledermausberingung in Europa. — Decheniana, Beihefte 18: 121—144.

— (1971b): Übersicht über die europäische Fledermausberingungs-Literatur 1961—1970. — Decheniana, Beihefte 18: 145—151.

— (1973): Die Rauhhautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*) in Mitteleuropa. — Myotis 11: 18—27.

— (1977): Über Herbstwanderungen und Zeitpunkt des Aufsuchens der Überwinterungsquartiere beim Abendsegler, *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774), in Mitteleuropa. — Säugetierk. Mitt. 25 (3): 225—228.

Ryberg, O. (1947): Studies on bats and bat parasites. — Stockholm, XVI + 330 pp.

Schnetter, W. (1960): Beringungsergebnisse an der Langflügelfledermaus (*Miniopterus schreibersi* Kuhl) im Kaiserstuhl. — Bonn. zool. Beitr. 11, Sonderheft: 150—165.

Stratmann, B. (1976): Hege waldbewohnender Fledermäuse mittels spezieller Fledermausschlaf- und -fortpflanzungskästen im StFB Waren (Müritz). Teil 1. — Nyctalus 5 (1973): 6—16.

— (1978): Faunistisch-ökologische Beobachtungen an einer Population von *Nyctalus noctula* im Revier Ecktannen des StFB Waren (Müritz). — Nyctalus, N.F. 1 (1): 2—22.

Strelkov, P.P. (1969): Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union. — Acta zool. cracov. 14 (16): 393—439.

Vaucher, C. (1975): Sur quelques trématodes parasites de chiroptères et d'insectivores. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 98: 17—25.

Adresse de l'auteur: Prof. Dr. V. Aellen, Directeur, Muséum d'Histoire naturelle, route de Malagnou, case postale 434, CH-1211 Genève 6.

Aus der Abteilung Physiologische Ökologie am Institut für Biologie III (Lehrstuhl Zoophysiologie) der Universität Tübingen

Wärme- und Energiehaushalt bei Halbaffen (Prosimiae)

von

E.F. MÜLLER

Einleitung

Die ersten Messungen von Körpertemperaturen bei Halbaffen wurden bereits zu Beginn unseres Jahrhunderts von Brown (1909) durchgeführt. Fox (1923) und Wislocki (1933) fügten später weitere Werte hinzu. Diese frühen Untersuchungen ergaben keine Hinweise auf Unterschiede im Niveau der Körpertemperatur zwischen Halbaffen und der Mehrzahl der übrigen Säugetiere.

Zur gleichen Zeit erschienen aber auch Berichte über winterschlafähnliche Zustände bei Katzen- und Mausmakis (Gattungen *Cheirogaleus* und *Microcebus*) auf Madagaskar (Grandidier, 1902; Kaudern, 1914), die durch spätere Beobachtungen gestützt wurden (Weidholz, 1932). Trotz dieses bei Affen einmaligen Phänomens wurden Untersuchungen über die Temperaturregulation noch lange Zeit ausschließlich an höheren Primaten durchgeführt. Erst zu Beginn der 50er Jahre erinnerte man sich wieder an die alten Berichte, und damit begann ein intensives Studium des Wärmehaushaltes von Halbaffen.

In Frankreich registrierten Bourlière und Petter-Rousseaux (1953) über fast vier Monate die Rektaltemperaturen von Maus- und Katzenmakis und kamen zu dem Schluß, daß diese Arten nur über eine unvollkommene Temperaturregulation verfügen. Sie fanden, daß die Rektaltemperaturen fast immer unter 36 ° C lagen und annähernd den Schwankungen der Umgebungstemperatur folgten. Im Frühjahr näherte sich die Körpertemperatur sogar den herrschenden Außentemperaturen (Rektaltemperatur eines Männchens 18,5 ° C bei 14 ° C Lufttemperatur).

Bei einer anderen Gruppe der Halbaffen, den Lorisiformes, führte erstmals Eisentraut (1956 a, b; 1960; 1961) gezielte Experimente über die temperaturregulatorischen Fähigkeiten der Lorisidae und Galagidae durch. Auf Grund der relativ niedrigen Durchschnittswerte und der großen Schwankungsbreite der Rektaltemperatur stellte er die Loris zu den ,,niederen Warmblütern"; ein Schlanklori (*Loris tardigradus*) geriet während eines nahezu eintägigen Aufenthalts bei 0 ° C in tiefe Hypothermie (Rektaltemperatur 14,8 ° C), konnte aber bei Zimmertemperatur seine Körpertemperatur selbständig wieder auf über 30 ° C erhöhen. Die Galagos rechnete Eisentraut dagegen zu den ,,höheren Warmblütern'', da sie eine hohe Aktivitätstemperatur (über 36 ° C) mit einer nur geringen Schwankungsbreite aufwiesen. Ein Weibchen hatte selbst nach vier Tagen bei 3 ° C noch eine Körpertemperatur von 36,8 ° C.

Diese ersten Arbeiten über den Wärmehaushalt bei Halbaffen gaben den Anstoß zu einer Reihe weiterer Untersuchungen, die sich nun auch mit dem Energiestoffwechsel als Grundlage der Wärmeproduktion beschäftigten. Vor allem in den letzten zehn Jahren wurden in mehreren Arbeitsgruppen umfangreiche Untersuchungen durchgeführt. Ziel dieser Übersicht ist, die jetzt vorliegenden Ergebnisse zusammenzufassen und auf ihrer Basis eine Interpretation des Wärme- und Energiehaushaltes der Halbaffen zu versuchen.

Verwendete Abkürzungen:

KT = Körpertemperatur
RT = Rektaltemperatur
UT = Umgebungstemperatur
M = Stoffwechsel (O_2-Verbrauch)
BMR = Basalstoffwechsel
TNZ = Thermische Neutralzone
RQ = Respiratorischer Quotient
C = Wärmedurchgangszahl (thermal conductance)
PC = Pulmocutane Wasserabgabe
HF = Herzfrequenz
AF = Atemfrequenz
W = Körpermasse

Wärme- und Energiehaushalt

1) Variationsbreite und diurnale Schwankungen der Körpertemperatur

In Tabelle 1 sind alle mir bekannten Daten über Körpertemperaturen von Halbaffen zusammengestellt (die Tupaias werden in dieser Übersicht ungeachtet ihrer umstrittenen systematischen Stellung als Primaten betrachtet). Es wurden nur Werte aufgenommen, die entweder unter Freilandbedingungen oder bei mittleren Umgebungstemperaturen (ca. 15—31 ° C) erhalten wurden. Falls aus den zitierten Arbeiten ersichtlich, wurde außerdem angegeben, ob die Messungen während der Ruhe- oder der Aktivitätsperiode der verschiedenen Arten vorgenommen wurden.

Die Ergebnisse der jüngeren Untersuchungen bestätigen im wesentlichen die Befunde von Bourlière und Mitarbeitern (1953, 1956) und von Eisentraut (1956 a, b; 1960; 1961). Bei den Vertretern der Cheirogaleidae treten zu bestimmten Jahreszeiten Lethargiezustände auf, wobei sich die Körpertemperatur bis auf wenige Grade der Umgebungstemperatur nähert. Während der restlichen Jahreszeit liegt die Körpertemperatur der Maus- und Katzenmakis in der Regel über 35 ° C (Russell 1974/75; Chevillard, 1976; Andriantsiferana & Rahandraha, 1973 b). Auf die lethargischen Zustände der Cheirogaleidae wird in einem eigenen Abschnitt eingegangen.

Tabelle 1: Körpertemperatur bei Halbaffen.

Spezies	Umgebungstemperatur (° C)	Ruhe-(R) bzw. Aktivitätsphase (A)	Körpertemperatur (° C)		Quelle
			Bereich	Mittelwert	
Cheirogaleus					
Ch. major	20–27	—	25—32	—	Bourlière et al. (1956)
Ch. medius	20–27	—	21–32	—	dto.
*Ch. m.*1)	18–24	R	—	35,9±1,1	Russell (1974/75)
*Ch. m.*1)	18–24	A	—	37,5±0,5	dto.
*Ch. m.*2)	18–24	R	—	25,0±3,7	dto.
*Ch. m.*2)	18–24	A (schlafend)	—	24,5±3,0	dto.
*Ch. m.*2)	18–24	A (wach)	—	34,5±1,6	dto.
*Ch. m.*2)	18–24	A (aktiv)	—	36,1±0,5	dto.
Galago					
G. alleni	—	A	37,4–38,6	37,8	Vincent (1978)
G. a. (subadult)	—	A	37,6–38,6	38,1	dto.
G. crassicaudatus	—	R	37,1	—	Brown (1909)
G. c.	25	R	35,6–37,9	36,6±0,5	Müller & Jaksche (1980)
G. c.	25	A	37,1–38,3	37,7±0,3	dto.
G. demidovii	26	R	36,7–37,8	37,2±0,3	Dobler (1978, 1982)
G. d.	26	A	37,1–38,0	37,8±0,3	dto.
G. elegantulus	—	A	34,0–38,6	37,2	Vincent (1978)
G. e. (subadult)	—	A	35,0–38,2	36,8	dto.
G. senegalensis	—	A	39,2	—	Brown (1909)
G. s.	—	R	38,1	—	dto.
G. s.	—	A	37,2–38,6	—	Eisentraut (1961)
G. s.	—	R	36,0–37,2	—	dto.

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Spezies	Umgebungs-temperatur (° C)	Ruhe-(R) bzw. Aktivitäts-phase (A)	Körpertemperatur (° C)		Quelle
			Bereich	Mittelwert	
G. s. senegalensis	26	R	35,3—37,8	36,0±0,4	Dobler (1978, 1982)
G. s. s.	26	A	37,3—38,0	37,7±0,2	dto.
G. s. moholi	26	R	36,0—37,5	36,8±0,5	dto.
G. s. m.	26	A	37,2—38,4	37,9±0,4	dto.
Hapalemur					
H. griseus	20—27	—	32—36	—	Bourlière et al. (1956)
Lemur					
*L. varius*3) (= *variegatus*)	—	R	37,7—37,8	—	Brown (1909)
*L. v.*3)	—	A	38,2—38,9	—	dto.
*L. v.*4)	—	R	37,9—38,0	—	dto.
*L. v.*4)	—	A	37,8—38,2	—	dto.
Loris					
L. tardigradus	20—22	A	32,7—36,2 5)	—	Eisentraut (1961)
L. t.	20—22	A	30,4—35,0	—	dto.
Microcebus					
M. murinus	20—27	—	25—34	—	Bourlière et al (1956)
*M. m.*6)	18—24	R	—	35,9±2,2	Russell (1974/75)
*M. m.*6)	18—24	A	—	38,2±0,5	dto.
*M. m.*7)	18—24	R	—	26,3±3,5	dto.
*M. m.*7)	18—24	A (wach)	—	35,4±0,6	dto.

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Spezies	Umgebungstemperatur (° C)	Ruhe-(R) bzw. Aktivitätsphase (A)	Körpertemperatur (° C)		Quelle
			Bereich	Mittelwert	
*M. m.*7)	18—24	A (aktiv)	—	37,5±1,0	dto.
*M. m.*8)	18—24	R	—	22,5±3,6	dto.
*M. m.*8)	18—24	A (schlafend)	—	25,6±3,9	dto.
*M. m.*8)	18—24	A (wach)	—	34,6±1,6	dto.
*M. m.*8)	18—24	A (aktiv)	—	36,1±1,2	dto.
*M. m.*9)	18—24	R	21,7—38,2	—	Chevillard (1976)
M. m.	18—24	R	34,8—37,6	—	dto.
M. m.	18—24	A	36,6—37,9	—	dto.
M. m.	15—25	—	22—39	—	Andriantsiferana & Rahandraha (1973b)
Nycticebus					
N. coucang	—	—	28,4—36,6	34,1	Eisentraut (1956b)
N. c.	—	A	34,9	—	Rudd (1966)
N. c.	20—31	R	33,3—35,4	—	Whittow et al. (1977a)
N. c.	23,9—26,7	R	34,1—36,3	35,3	Whittow et al. (1977b)
N. c.	24,2—25,4	A	35,1—36,3	35,7	dto.
N. c.	25	—	33,0—37,0	—	Müller (1979)
N. c.	25	R	—	35,1	dto.
N. c.	25	A	—	36,0	dto.
Perodicticus					
P. potto	17—23	—	32,2—35,210)	33,710)	Eisentraut (1956b)
P. p.	20—27	—	30—35	—	Bourlière et al. (1956)
P. p.	27—31,5	R	35,2—37,8	—	Wislocki (1933)

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Spezies	Umgebungs-temperatur (° C)	Ruhe-(R) bzw. Aktivitäts-phase (A)	Körpertemperatur (° C)		Quelle
			Bereich	Mittelwert	
P. p.	—	R	36,3—36,7	—	Brown (1909)
P. p.	—	A	37,3—37,8	—	dto.
P. p.	26—29	R	35,0—37,1	—	Hildwein & Goffart (1975)
P. p.	21—23,5	—	35,7—37,0	—	Suckling & Suckling (1971)
Ptilocercus					
P. lowii	28,7—30,8	R	35,1—36,1	35,7	Whittow & Gould (1976)
P. l.	28,7—30,8	A	37,1—38,1	37,4	dto.
Tupaia					
T. belangeri	25	A	35,8—42,4	39,9±1,2	Weigold (1979)
T. b.	25	R	33,5—39,4	36,1±1,2	dto.
T. glis	20—28	R	33,5—36,0	—	Bradley & Hudson (1974)
T. g.	20—28	A	35,9—38,5	—	dto.
T. g.	23,6—27,3	A	37,9—39,8	38,5	Whittow et al. (1977b)
T. g.	24	R	35,0—35,5	—	Tsuji et al. (1981)
T. g.	24	A	39,0—40,0	—	dto.

1) März—April in USA; 2) September—Dezember in USA; 3) April; 4) Juli; 5) Brust- bzw. Achseltemperaturen; 6) März—April in USA; 7) September—Dezember in USA, 3 junge Männchen; 8) September—Dezember in USA, adulte Tiere; 9) Jahresperiodik auf 9 Monate verkürzt; 10) Durch Andrücken des Thermometers an den Körper gemessen.

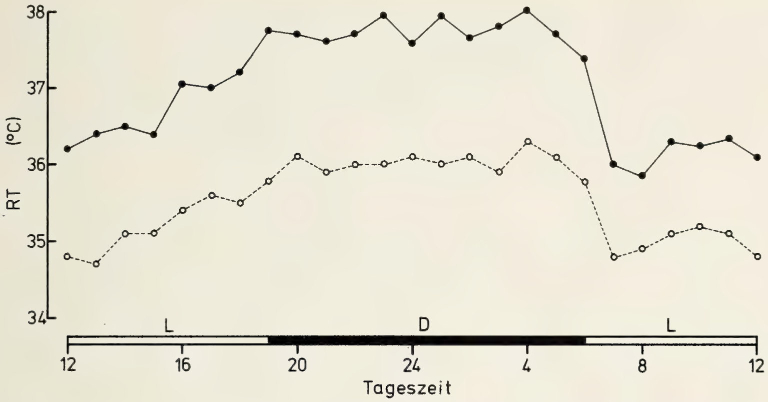


Abb. 1: Tagesverlauf der Rektaltemperatur (Stundenmittelwerte) beim Riesengalago (●–●–●) und beim Plumplori (○---○---○), L:D 13:11; nach Müller (1979) und Müller & Jaksche (1980).

Von den anderen Halbaffen auf Madagaskar liegen nur sehr wenige Werte vor, die noch keine endgültige Beurteilung erlauben. Vermutlich entspricht ihre Körpertemperatur weitgehend dem normalen Säugetierniveau. Überraschungen sind aber nicht auszuschließen, wie die relativ niedrige Körpertemperatur (32—36° C) beim Grauen Halbmaki (*Hapalemur griseus*) andeutet.

Bei den Buschbabies gibt es Werte von fast allen Arten. Mit Ausnahme des Westlichen Kielnagelgalagos (*Galago elegantulus*), bei dem die Körpertemperatur selbst während der Aktivitätsperiode nur 34° C betragen kann, liegen bei den Galagos die Körpertemperaturen meist über 36° C.

Eine größere Schwankungsbreite der Körpertemperatur zeigen die Lorisidae. Zwar liegt auch bei ihnen die Aktivitätstemperatur zwischen 35 und 37° C, während der Ruheperiode aber kann die Körpertemperatur deutlich unter 35° C sinken.

Sehr groß ist die Variationsbreite der Körpertemperatur auch bei den tagaktiven Spitzhörnchen. Bradley & Hudson (1974) sowie Weigold (1979) fanden bei ihnen Unterschiede von 5 bzw. 8,9° C zwischen den niedrigsten Ruhe- und den höchsten Aktivitätstemperaturen.

Bei allen bisher untersuchten Halbaffen folgt die Körpertemperatur einem deutlichen 24-Stunden-Rhythmus. Vollständige, in Abständen von 60 Minuten ermittelte Tageszyklen liegen von *Tupaia belangeri* (Weigold, 1979), *Galago senegalensis*, *Galago demidovii* (Dobler, 1978, 1982), *Galago crassicaudatus* (Müller & Jaksche, 1980) und *Nycticebus coucang* (Müller, 1979) vor.

Für die nachtaktiven Loris und Galagos ist dabei ein allmählicher Anstieg der Körpertemperatur im Laufe des Nachmittags typisch, bis mit Beginn der

Dunkelheit ein erster Gipfel erreicht wird. Im Verlauf der Nacht folgen je nach Aktivitätsmuster der einzelnen Arten ein bis mehrere weitere Gipfel. In der Regel tritt ein ausgeprägtes Maximum in den letzten Nachtstunden auf; dies steht im Einklang mit dem für einige Halbaffen beschriebenen Aktivitätsmuster nach dem Alternans-Typ (Seitz, 1967; Welker, 1977). Mit Tagesanfang erfolgt bei den Loris und Galagos ein rascher Abfall der Körpertemperatur auf die niedrigeren Schlafwerte. Als Beispiele seien hier der Temperaturverlauf beim Plumplori und beim Riesengalago dargestellt (Abb. 1).

Der Temperaturgang der tagaktiven Tupaias zeigt ein anderes Muster: Bei ihnen bleibt die Körpertemperatur während der ganzen Nacht auf einem niedrigen Niveau und steigt bei Tagesanfang sehr rasch auf die wesentlich höheren Aktivitätswerte an (Weigold, 1979). Mit Hilfe von implantierten Temperatursendern gelang es Tsuji et al. (1981) auch, eine ultradiane Schwankung der Körpertemperatur im Zusammenhang mit der lokomotorischen Aktivität nachzuweisen. Die Periodenlänge beträgt dabei 3—4 Stunden (Abb. 2).

Über jahresrhythmische Schwankungen im Niveau der Körpertemperatur ist außer bei den Cheirogaleidae nichts bekannt; hierauf wird im Abschnitt über lethargische Zustände eingegangen.

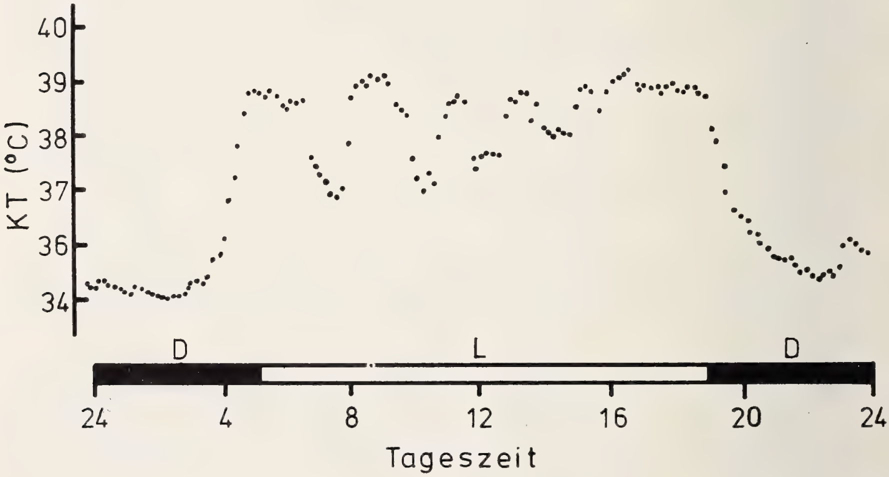


Abb. 2: Telemetrisch registrierter Verlauf der Körpertemperatur über 24 Stunden bei einem Männchen von *Tupaia glis* (L:D 14:10); nach Tsuji et al. (1981).

2) Thermische Neutralzone und basale Wärmebildung

Als thermische Neutralzone (TNZ) einer homoiothermen Tierart wird der Bereich der Umgebungstemperatur angesehen, in dem diese Art ihre Körpertemperatur mit dem geringsten Energieaufwand auf dem normalen Niveau regulieren kann. Die TNZ wird nach oben und unten durch die obere bzw. untere kritische Temperatur begrenzt.

Der Minimalstoffwechsel wird als Basalstoffwechsel (BMR) bezeichnet. Bei seiner Bestimmung muß sich das nüchterne Versuchstier in völliger Ruhe in einer möglichst streßfreien Testsituation befinden; wegen der ausgeprägten tagesperiodischen Schwankungen der Körpertemperatur sollten die Versuche während der Ruheperiode der jeweiligen Art durchgeführt werden. Die Höhe des Basalstoffwechsels wird in der Regel über den Sauerstoffverbrauch ermittelt.

a) Sauerstoffverbrauch

In Tabelle 2 sind die mir bekannten Daten über den Bereich der thermischen Neutralzone und die Höhe des Basalstoffwechsels bei Halbaffen aufgeführt. Nicht aufgenommen wurden Messungen, die erkennbar außerhalb der thermischen Neutralzone der betreffenden Art durchgeführt wurden. Da die Höhe des Basalstoffwechsels in Beziehung zum Körpergewicht steht, wurde zusätzlich eine Spalte aufgenommen, in der der BMR in Prozent des gewichtsspezifischen Erwartungswertes ausgedrückt ist. Dies erlaubt einen Vergleich der Werte untereinander.

Bei allen bisher untersuchten Halbaffenarten liegt der BMR mehr oder weniger deutlich unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert. Bei den Spitzhörnchen beträgt diese Reduktion 20—40 % (die höheren Werte bei *Tupaia chinensis* und *Urogale everetti* wurden wahrscheinlich während der Aktivitätsperiode gemessen). Bei nicht lethargischen Mausmakis (*Microcebus murinus*) wurde ein bis zu 35 % reduzierter BMR gemessen. Ein sehr einheitliches Bild bieten die Buschbabies: In dieser Familie liegt der BMR um 15—30 % unter dem Erwartungswert. Die stärkste Reduktion (und damit die geringste basale Wärmebildung) findet sich bei den Lorisidae; die niedrigsten Werte wurden beim Plumplori (*Nycticebus coucang*) gemessen: Bei dieser Art liegt der Basalstoffwechsel um 60 % unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert.

Die thermische Neutralzone liegt bei allen Arten innerhalb eines Bereichs von 25—37 ° C. Dabei haben die größeren Arten wie Plumplori, Potto (*Perodicticus potto*) und Riesengalago (*Galago crassicaudatus*) eine niedrigere untere kritische Temperatur (25 ° C) als die kleineren Spitzhörnchen, Mausmakis und Galagos (28—30 ° C). Die oberen kritischen Temperaturen liegen dagegen bei den kleineren Arten in einem etwas höheren Bereich der Umgebungstemperatur. Die unterschiedlichen Angaben über die TNZ beim Plumplori können zum Teil ebenfalls durch die großen Gewichtsunterschiede der Versuchstiere erklärt werden.

b) Jahresperiodische Schwankungen im Niveau des BMR

Über jahresperiodische Veränderungen in der Höhe des Basalstoffwechsels ist bei Halbaffen noch wenig bekannt. Untersuchungen am Zwerggalago (*Galago demidovii*) deuten jedoch darauf hin, daß solche bei einigen Arten existieren (Perret, 1978). Leider wurden diese Experimente bei einer Umgebungstemperatur außerhalb der TNZ dieser Art durchgeführt, so daß man nicht von

Tabelle 2: Thermische Neutralzonen (TNZ) und Basalstoffwechsel (BMR) bei Halbaffen. Klammern bedeuten, daß die Messungen nur punktuell durchgeführt wurden und wahrscheinlich nicht den gesamten Bereich der TNZ erfassen. ∅ Durchschnittswerte.

Spezies	Gewicht (g)	TNZ (° C)	BMR ($mlO_2/g{\cdot}h$)	$\frac{BMR}{BMR_{th}} \times 100$[1] (%)	Quelle
Tupaiidae					
Ptilocercus					
P. lowii	55—60	(28,7—30,8)	∅ 0,75	60,5	Whittow & Gould (1976)
Tupaia					
T. belangeri	151—212	30—35	∅ 0,68	73	Weigold (1979)
T. chinensis[2]) ♀	∅ 150	(35)	∅ (0,85)	(87)	Yousef et al. (1971)
T. chinensis[2]) ♂	∅ 172	(35)	∅ (1,04)	(110)	dto.
T. glis	∅ 145	30—37	∅ 0,76	77,5	Bradley & Hudson (1974)
Urogale					
U. everetti[2])	190—342	(30)	∅ (0,87)	(103)	Nelson & Asling (1962)
Cheirogaleidae					
Microcebus					
M. murinus[3])	50—100	30—37	0,7—1,12	64—104	Chevillard (1976)

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Spezies	Gewicht (g)	TNZ (° C)	BMR ($mlO_2/g \cdot h$)	$\frac{BMR}{BMR_{th}}$ x 100[1] (%)	Quelle
Galagidae					
Galago					
G. crassicaudatus	920—1020	25—31	Ø 0,434	71	Müller & Jaksche (1980)
G. demidovii	47—68	(30—31)	0,919—0,975	75—77	Hildwein (1972)
G. demidovii	Ø 68	30—35	Ø 0,93	78	Dobler (1978, 1982)
G. elegantulus	253—270	(30)	0,671—0,988	80—115	Hildwein (1972)
G. s. senegalensis	Ø 275	28—34	Ø 0,72	86	Dobler (1978, 1982)
G. s. moholi	Ø 156	28—35	Ø 0,77	80	dto.
Lorisidae					
Arctocebus					
A. calabarensis	197—215	(28—30)	0,55—0,717	60—80	Hildwein (1972)
Nycticebus					
N. coucang	427—786	31,4—36,6	Ø 0,25	36	Whittow et al. (1977a)
N. coucang	760—2000	25—33	0,229—0,244	40	Müller (1975, 1979)
Perodicticus					
P. potto	750—1088	27—30	0,31—0,454	52—73	Hildwein (1972)
P. potto[4]	750—1440	25—31,5	0,274—0,456	46—71	Hildwein & Goffart (1975)

---

[1] BMR_{th} = gewichtsspezifischer Basalstoffwechsel nach der Formel: $70 \cdot W$ (kg) ^{0,75} (kcal/Tag) bzw. $293,1 \cdot W$ (kg) ^{0,75} (kJ/Tag) (Kleiber, 1961).

[2] Am Tage, d. h. während der Aktivitätsperiode gemessen.

[3] An nicht lethargischen Tieren ermittelt.

[4] Keine Unterschiede zwischen *P. p. potto* und *P. p. edwardsi* gefunden.

Schwankungen des BMR sprechen kann. Dennoch kann aus den Ergebnissen der Schluß gezogen werden, daß bei den untersuchten Zwerggalagos zwei Maxima im O_2-Verbrauch auftreten: eines im November/Dezember und ein zweites von März bis Juni; dazwischen liegen Perioden mit geringerem O_2-Verbrauch. Dieser Zyklus stimmt mit den klimatischen Schwankungen im natürlichen Lebensraum weitgehend überein: Die Perioden mit höherem Stoffwechselniveau fallen zeitlich mit den Regenzeiten in Gabun zusammen. Damit verbunden tritt gleichzeitig eine Erhöhung der sexuellen Aktivität auf.

Da auch bei einigen anderen Halbaffen unter Freilandbedingungen jahreszeitliche Häufungen der Geburten auftreten (Charles-Dominique, 1977), ist anzunehmen, daß auch bei diesen Arten mehr oder weniger deutliche jahresperiodische Schwankungen im Niveau des BMR auftreten. Auf die Verhältnisse bei den Cheirogaleidae wird im Abschnitt über lethargische Zustände eingegangen.

c) Respiratorischer Quotient (RQ)

Gleichzeitige Messungen von O_2-Verbrauch und CO_2-Abgabe liegen nur in wenigen Fällen vor. In Tabelle 3 sind die mittleren RQ-Werte des Plumplori bei verschiedenen Umgebungstemperaturen aufgeführt. Die niedrigsten RQ-Werte stellten sich bei Temperaturen von 23—28 ° C ein. Bei niedrigeren und höheren Umgebungstemperaturen war die CO_2-Abgabe erhöht, was wohl vor allem auf eine Steigerung der Atemfrequenz zurückzuführen ist.

Für den Moholi-Galago gibt Dobler (1973) RQ-Werte von 0,69—0,93 bei Haltungstemperaturen von 15, 20, 25 und 30 ° C an. Dabei waren die Werte während der Aktivitätszeit immer etwas höher als während der Ruhephase.

Für *Tupaia belangeri* läßt sich aus einer Abbildung (Weigold, 1979) ein RQ zwischen 0,7 und 0,75 bei UT = 25 ° C errechnen. Bei Jungtieren derselben Art fand Martin (1968) RQ-Werte von 0,67—0,75; er führt diese relativ niedrigen Werte auf den hohen Fettgehalt der Muttermilch zurück. Nach Beginn der selbständigen Nahrungsaufnahme im Alter von etwa 40 Tagen stieg der RQ auf 0,82 an.

d) Herzfrequenz (HF) und Sauerstoffpuls

Der Transport der Atemgase und der Körperwärme erfolgt bei den Säugetieren vor allem über das Kreislaufsystem. Der Herztätigkeit kommt daher eine besondere Bedeutung für den Wärme- und Energiehaushalt zu. Dabei ist es wichtig, die Messungen an möglichst unbeeinflußten Tieren durchzuführen, um Auswirkungen psychischer Erregungen weitgehend auszuschließen. Dies wird vor allem durch die Anwendung telemetrischer Meßmethoden gewährleistet.

In dieser Weise wurde der Tagesgang der Herzfrequenz beim Plumplori ermittelt (Müller, 1981, 1982). Dabei ergab sich ein dem O_2-Verbrauch nahezu paralleler Verlauf der Herzfrequenz (Abb. 3). Die mittlere HF der Plumploris

Tabelle 3: Mittlere RQ-Werte beim Plumplori bei verschiedenen Umgebungstemperaturen; n = Zahl der Versuche (nach Müller, 1977).

UT (° C)	5	8	13	18	23	26	31	35	37
RQ	0,86	0,86	0,85	0,87	0,82	0,82	0,88	0,9	0,93
n	11	10	9	11	11	27	12	9	7

betrug tagsüber 138 Schläge/min; sie stieg während der nächtlichen Aktivität auf 173 Schläge/min an. Die niedrigsten Werte traten in der Zeit vor dem Erwachen auf: Für Perioden von mindestens 5 Minuten konnte die HF dann nur 90—100 Schläge/min betragen. Die niedrigsten mittleren Ruheherzfrequenzen hatten die Plumploris bei 28° C mit 122 Schlägen/min.

Für den Potto gibt Suckling (1969) als niedrigste Ruheherzfrequenz 114 Schläge/min an; bei UT = 25° C wurden 135—139 Schläge/min gemessen.

Beim Riesengalago ermittelten Müller & Jaksche (1980) innerhalb der TNZ eine mittlere HF von 111 Schlägen/min. Auch bei dieser Art treten über kürzere Zeiträume Frequenzen von nur 80—85 Schlägen/min auf.

Für *Tupaia belangeri* gibt Weigold (1979) eine mittlere Ruheherzfrequenz von 250 Schlägen/min an (bei UT = 25° C). Während der Aktivität steigt die HF bei dieser Art auf über 500 Schläge/min an.

Bei gleichzeitiger Registrierung von O_2-Verbrauch und Herzfrequenz kann als Quotient aus diesen beiden Parametern der Sauerstoffpuls errechnet werden. Diese Größe gibt an, wieviel O_2 durchschnittlich pro Herzschlag in das Gewebe transportiert bzw. dort dem Blut entnommen wird. Der Sauerstoffpuls kann also Hinweise darauf geben,

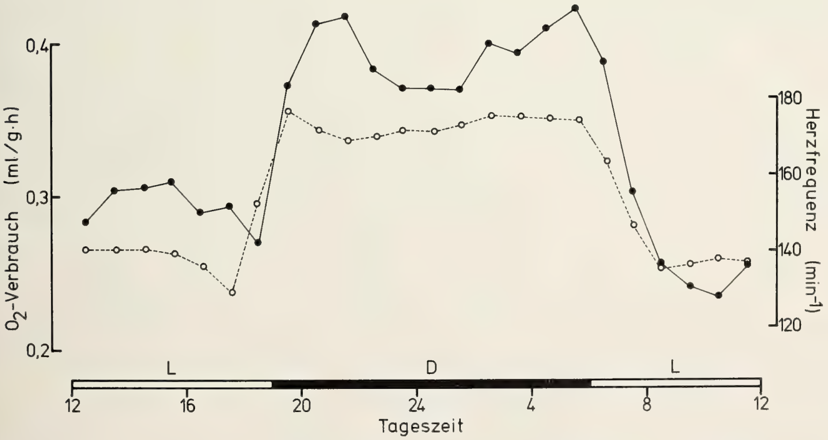


Abb. 3: Tagesverlauf (Stundenmittelwerte) von O_2-Verbrauch (●–●) und Herzfrequenz (○---○) beim Plumplori (L:D 13:11); nach Müller (1979, 1982).

wie effektiv ein Kreislaufsystem im Hinblick auf die O_2-Versorgung des Körpers arbeitet.

Berechnungen für Plumploris (Müller, 1981, 1982) und Riesengalagos (Müller & Jaksche, 1980) ergaben einen interessanten Unterschied zwischen diesen beiden Arten: Während beim Plumplori der O_2-Puls innerhalb der TNZ 40 μl/Schlag beträgt, liegt er beim Riesengalago bei 62,2 μl/Schlag. Der höhere Wert bei den Riesengalagos weist auf ein leistungsfähigeres O_2-Transportsystem bei den agileren Buschbabies hin.

e) Atemfrequenz (AF) und evaporative Wasserabgabe (PC)

Evaporative Wasserabgabe und Atemfrequenz wurden bisher nur bei Galagos und Loris gemessen. Innerhalb der TNZ wurde bei schlafenden Plumploris eine mittlere AF von 21/min (Whittow et al., 1977 a) bzw. 23/min (Cartano, 1981) gefunden. Für den Potto geben Hildwein & Goffart (1975) minimale Frequenzen von 25—32 Atemzügen/min an. Beim Riesengalago fand Cartano (1981) eine mittlere Ruhefrequenz von 21 Atemzügen/min. Hiley (1976) beschreibt für die gleiche Art 40—80 Atemzüge/min; seine Tiere waren aber wahrscheinlich wach. Bei den kleineren Galagoarten beobachtete Dobler (1978, 1982) Ruhewerte von 40—80 Atemzügen/min, und Weigold (1979) gibt für *Tupaia belangeri* Ruhefrequenzen zwischen 30 und 40 Atemzügen/min an.

Beim Plumplori und beim Riesengalago konnte Cartano (1981) zeigen, daß die evaporative Wasserabgabe in hohem Maße vom Feuchtegehalt der umgebenden Luft abhängig ist (Tabelle 4). In der Regel ist (bei gleicher Temperatur) die Wasserabgabe bei hohen Luftfeuchtigkeiten deutlich geringer. Dies erschwert den Vergleich mit den übrigen Daten, wo in keinem Fall der Wassergehalt der Umgebungsluft kontrolliert wurde.

Tabelle 4: Evaporative Wassergabe (PC) beim Plumplori und Riesengalago in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (UT) und der relativen Luftfeuchte (rF) (nach Cartano, 1981).

UT (° C)	rF (%)	PC (ml H_2O/kg · h)	
		Nycticebus coucang	*Galago crassicaudatus*
25	30	0,48	0,6
25	50	0,39	0,37
25	75	0,37	0,27
30	30	0,44	0,65
30	50	0,47	0,45
30	75	0,3	0,26

Beim Plumplori ermittelten Whittow et al. (1977 a) innerhalb der TNZ einen mittleren Wasserverlust von ca. 0,5—0,6 ml H_2O/kg·h. Bei der gleichen

Art fand Müller (1979) an schlafenden Tieren Werte von 0,69 (bei 25 ° C) und 1 ml H_2O/kg·h (bei 33 ° C); bei aktiven Tieren stieg die Wasserabgabe auf 1,36 (25 ° C) bzw. 1,66 ml H_2O/kg·h (33 ° C) an.

Beim Riesengalago betragen die pulmocutanen Wasserverluste bei Umgebungstemperaturen von 25—31 ° C 0,77—1,00 ml H_2O/kg·h (Müller & Jaksche, 1980). Bei den kleineren Galagoarten fand Dobler (1978) bei 30 ° C Werte von 2,1 (*Galago s. senegalensis*), 3,4 (*Galago s. moholi*) und 5,3 ml H_2O/kg·h (*Galago demidovii*). Mit Hilfe von Feuchtekapseln ermittelte Hiley (1976) am Rücken von Riesengalagos bei 18 ° C Umgebungstemperatur eine Wasserabgabe durch die Haut von 22,5—24,7 ml/m²·h.

3) Reaktion bei Kältebelastung

Als ,,Kälte'' werden im folgenden alle Temperaturen verstanden, die niedriger als die untere kritische Temperatur der einzelnen Arten sind.

a) Körpertemperatur

Alle bisher untersuchten Halbaffen erwiesen sich trotz ihres tropischen Lebensraumes als erstaunlich kälteresistent. Einen nur geringen Einfluß haben tiefe Umgebungstemperaturen vor allem auf die Körpertemperatur der Buschbabies. Eisentraut (1961) konnte zeigen, daß ein weiblicher Senegalgalago auch nach vier Tagen Aufenthalt bei 3 ° C noch eine Rektaltemperatur von 36,8 ° C aufwies. Dobler (1978, 1982) fand nach mehrtägigem Aufenthalt bei Umgebungstemperaturen von 5—25 ° C Rektaltemperaturen von 35,4—37,0 ° C (*Galago s. senegalensis*) und 36,0—37,2 ° C (*Galago s. moholi*). Auch beim Riesengalago wirken sich niedrige Umgebungstemperaturen kaum auf die Körpertemperatur aus: Müller & Jaksche (1980) stellten nach 5—6stündigem Aufenthalt bei 5—20 ° C Rektaltemperaturen zwischen 36,0 und 37,2 ° C fest.

Bei längerfristiger Kälteeinwirkung ist jedoch auch bei den Buschbabies eine regelmäßige Futteraufnahme notwendig (Eisentraut, 1961). Bei einem weiblichen Senegalgalago, der während der Versuchsdauer nicht fraß, war die Rektaltemperatur (bei UT = 3 ° C) am zweiten Tag auf 32,3 ° C und am 3. Tag auf 24,0 ° C abgesunken. Die Brusttemperatur betrug jedoch immer noch 32,0 ° C (Eisentraut, 1961).

Auch der Mausmaki hält seine Körpertemperatur außerhalb der Lethargiephasen auf einem relativ hohen Niveau. Chevillard (1978) maß bei Umgebungstemperaturen von 10—25 ° C Rektaltemperaturen von 33,5—36,7 ° C.

Wenig empfindlich gegen kurzfristige Kältebelastung sind die Spitzhörnchen. Bei *Tupaia glis* stellten Bradley & Hudson (1974) bei Umgebungstemperaturen von 10—25 ° C zwar ein leichtes Absinken der Rektaltemperatur während des Schlafes fest (auf 28,8—36,0 ° C), tagsüber (während der Aktivität) lag sie jedoch mit 34,7—39,3 ° C wesentlich höher. Keine auffallenden Veränderungen in der Rektaltemperatur fand Weigold (1979) bei Tupaias, die eine Nacht lang Temperaturen von 5 ° C ausgesetzt waren. Bei längeranhaltender Kältebelastung sank ihre Rektaltemperatur jedoch ab, und die Tiere gerieten in Hypothermie. Schon bei 25 ° C Körpertemperatur konnten sich die Spitzhörnchen nicht mehr aus eigener Kraft wiedererwärmen. Als lethale Körpertemperatur, bei der auch keine passive Erwärmung mehr möglich war, stellte Weigold 19,8 ° C fest.

Die stärksten Auswirkungen auf die Körpertemperatur haben niedrige Umgebungstemperaturen bei den Lorisidae. Hier stellte Eisentraut (1961) bei einem weiblichen Schlanklori (*Loris tardigradus*) nach 22 Stunden bei 2 ° C eine Rektaltemperatur von nur 14,8 ° C fest (Brusttemperatur 16,3 ° C). Nachdem das Tier in ein Zimmer mit 21—22 ° C gebracht wurde, konnte es seine Körpertemperatur innerhalb 3 Stunden aus eigener Kraft auf über 30 ° C anheben. Ein Männchen senkte unter den gleichen Versuchsbedingungen seine Rektaltemperatur auf 24 ° C ab (Brusttemperatur 32,0 ° C). In mäßig kalter Umgebung (20—22 ° C) lag die Rektaltemperatur der Schlankloris bei 32,7—36,6 ° C.

Beim Potto fand Eisentraut (1956 a) bei Umgebungstemperaturen von 17—23 ° C Körpertemperaturen zwischen 32,2 und 35,2 ° C. Bourlière et al. (1956) geben für diese Art Werte zwischen 30 und 35 ° C an (UT = 20—27 ° C). Suckling & Suckling (1971) registrierten bei 21—23,5 ° C Rektaltemperaturen zwischen 35,7 und 37,0 ° C. Nach mehrstündigem Aufenthalt bei 0—25 ° C ermittelten Hildwein & Goffart (1975) und Goffart et al. (1978) beim Potto Rektaltemperaturen von 32,2—36,9 ° C.

Auch Plumploris senken ihre Rektaltemperatur bei Kältebelastung deutlich ab. Whittow et al. (1977 a) fanden bei 10—23 ° C Außentemperatur Rektaltemperaturen zwischen 29,1 und 35,6 ° C; bei der gleichen Art ermittelte Müller (1979) nach mehrstündigem Aufenthalt bei 5—20 ° C Werte von 30,7—34,6 ° C. Dabei zeigte sich aber auch, daß Plumploris selbst bei tiefen

Tabelle 5: Mittlere Rektaltemperaturen beim Plumplori nach Kälteexposition (nach Müller, 1979).

Umgebungs-temperatur (° C)	Rektaltemperaturen (° C)		
	nach 6 Std. (Schlaf)	nach 12 Std. (aktiv)	nach 24 Std. (Schlaf)
5	32,2	32,5	30,7
10	32,6	33,5	31,9
15	33,2	33,6	33,1
20	34,1	34,6	33,3

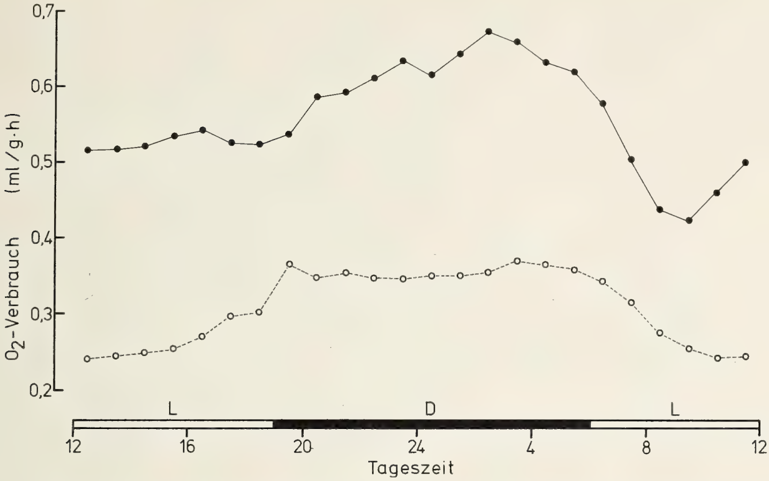


Abb. 4: Tagesverlauf (Stundenmittelwerte) des O_2-Verbrauchs beim Plumplori bei Umgebungstemperaturen von 15 °C (●—●) und 33 °C (○---○), L:D 13:11.

Umgebungstemperaturen in der Lage sind, ihre Körpertemperatur während der Aktivität wieder anzuheben (Tabelle 5).

Die besondere Gefäßanordnung in den Extremitäten der Lorisidae ermöglicht einen Wärmeaustausch im Gegenstrom und damit ein starkes Auskühlen der Körperschale (siehe Abschnitt über Isolationsmechanismen). Dies hat zur Folge, daß die Rektaltemperatur bei diesen Arten nur bei sehr tiefem Einführen des Meßfühlers in das Colon mit der Kerntemperatur gleichgesetzt werden kann. Möglicherweise ist dies auch die Ursache für einige der oben aufgeführten niedrigeren Werte.

b) Sauerstoffverbrauch

Alle untersuchten Halbaffen sind in der Lage, ihren Sauerstoffverbrauch (und damit die Wärmebildung) unter Kältebedingungen deutlich zu steigern. Die Steigerung erfolgt in der Regel linear mit fallenden Umgebungstemperaturen und läßt sich für die einzelnen Arten in Form von Regressionsgeraden angeben. In Tabelle 6 sind diese Gleichungen in der Reihenfolge der Körpermasse der untersuchten Arten aufgeführt. Es zeigt sich dabei, wie mit zunehmender Körpergröße die Steigung der Regressionsgeraden deutlich geringer wird, was auf die relativ niedrigere Wärmeabgabe der größeren Arten zurückgeht (günstigere Relation Körperoberfläche/Volumen).

So muß der 68 g schwere Zwerggalago (*Galago demidovii*) seinen O_2-Verbrauch bei Senkung der Umgebungstemperatur um 1 °C um 0,065 ml/g·h steigern, um die Wärmeverluste zu kompensieren; dem ca. 14mal schwereren Riesengalago genügt dagegen eine Steigerung um nur 0,019 ml O_2/g·h. Die Steigung der Regressionsgeraden ist daher ein indirektes Maß für die thermi-

Tabelle 6: Steigerung des O_2-Verbrauchs von Halbaffen bei Temperaturen unterhalb der TNZ. Angegeben sind die Schnittpunkte der errechneten Regressionsgeraden $|Y (ml\ O_2/g \cdot h \cdot {}^\circ C) = ax + b|$ mit der y-Achse bei UT (= x) = 0° C (b) und ihre Steigungen (a). Außerdem aufgeführt ist das Verhältnis der Steigungen der Regressionsgeraden zum gewichtsspezifischen Erwartungswert (a_{th}) nach Herreid & Kessel (1967).

Spezies	Gewicht (∅) (g)	b	a	$\frac{a}{a_{th}} \times 100$ (%)	Quelle
Galago demidovii	68	3,07	—0,065	54	Dobler (1978, 1982)
Microcebus murinus (Herbst)	80	3,25	—0,067	60	Chevillard (1976)
M. m. (Frühjahr/Sommeranfang)	101	2,86	—0,064	65	dto.
Tupaia glis[1])	145	2,32	—0,052	63	Bradley & Hudson (1972)
Galago s. moholi	156	2,15	—0,05	63	Dobler (1978, 1982)
Tupaia belangeri	180	2,34	—0,053	72	Weigold (1979)
Galago s. senegalensis	275	1,88	—0,04	67	Dobler (1978, 1982)
Nycticebus coucang[1])	605	0,95	—0,023	57	Whittow et al. (1977a)
Galago crassicaudatus	945	0,94	—0,019	59	Müller & Jaksche (1980)
Perodicticus potto[1])	1100	1,26	—0,033	111	Hildwein & Goffart (1975)
Nycticebus coucang	1300	0,65	—0,016	59	Müller (1979)

[1]) Regressionsgeraden durch optisches Einpassen in Punktscharen der Originalabbildungen erhalten, daher geringe Abweichungen möglich (E. Müller).

sche Isolation einer Art. Wie ein Vergleich mit den gewichtsspezifischen Erwartungswerten für die minimale Wärmedurchgangszahl zeigt (errechnet nach der Formel von Herreid & Kessel, 1967: $1{,}02 \cdot W(g)^{-0{,}505}$ ml $O_2/g \cdot h \cdot {}^\circ C$), liegen fast alle Halbaffen deutlich unter diesem Erwartungswert. Nur der Potto besitzt eine um 11 % höhere minimale Wärmedurchgangszahl als erwartet. Diese Art muß also die Wärmeproduktion besonders steigern, um bei Kälte einer Auskühlung des Körpers entgegenzuwirken.

Nach den Ergebnissen von Hildwein & Goffart (1975) hat der Potto bei 5 ° C die höchstmögliche Wärmebildung erreicht. Bei noch tieferen Temperaturen (0 ° C) geht der O_2-Verbrauch wieder zurück, was schließlich zum Kältetod führen würde. Ein Absinken der Wärmebildung fanden Whittow et al. (1977 a) auch bei einem Plumplori nach Kälteexposition (12,3 ° C). Die Rektaltemperatur des Tieres sank dabei unter 29 ° C.

Andererseits sind Plumploris auch in der Lage, mindestens einen Tag lang Temperaturen von 5 ° C ohne Schaden zu ertragen (Müller, 1979). Bei 15 ° C zeigen sie einen normalen tagesperiodischen Verlauf der O_2-Aufnahme, wobei auch nach mehr als 24 Stunden die thermogenen Kapazitäten trotz der erheblichen Steigerung des Energiestoffwechsels noch nicht erschöpft sind (Abb. 4).

Die Kälteresistenz der Lorisidae unterstreichen auch die Untersuchungen von Goffart et al. (1978), die Pottos eine Woche lang bei 5 ° C hielten, ohne daß die Tiere sichtbare Schäden davontrugen. Bei 15 ° C können Pottos mindestens einen Monat lang überleben.

Untersuchungen an Spitzhörnchen (Chaffee et al., 1969) zeigten, daß *Tupaia chinensis* nicht fähig ist, Temperaturen unterhalb 12 ° C längere Zeit zu ertragen. Bei 12,5 ° C aber überlebten die Tiere für mindestens 2 Monate.

c) Mechanismen der Wärmebildung

Nur wenige Informationen gibt es bisher über die Mechanismen der Steigerung der Wärmeproduktion bei Halbaffen in kalter Umgebung. Bei kurzfristiger Kälteexposition zeigten Individuen fast aller untersuchter Arten, die an warme Temperaturen angepaßt waren, deutliches Kältezittern. Dies gilt für alle Galagos, den Plumplori und für eine Spitzhörnchenart (Chaffee et al., 1969, 1970; Whittow et al., 1977 a; Dobler, 1978, 1982; Müller, 1979; Müller & Jaksche, 1980). Chaffee et al. (1969) beobachteten Kältezittern bei ihren Spitzhörnchen nur während der ersten 7—10 Tage der Kälteexposition (bei 12,5 ° C); danach verschwand es wieder. Anschließend setzten die Tiere zitterfreie Wärmebildungsmechanismen in Gang. In erster Linie ist dabei an den Aufbau von braunem Fettgewebe während der ersten Woche der Kältebelastung zu denken. Ermittelt wurde aber nur eine geringe Zunahme dieses thermogenen Gewebes im Vergleich zu den Kontrolltieren, die bei 24 ° C gehalten wurden. Dagegen zeigten die ebenfalls in hohem Maße an der Wärmeproduktion beteiligten Organe (Leber sowie Herz und Nieren) bei den kaltangepaßten

Tieren eine starke Gewichtszunahme. Da bei diesen Versuchen schon die Kontrolltiere unter Kältebedingungen gehalten wurden (untere kritische Temperatur bei *Tupaia chinensis* vermutlich 30° C), kann aus den Ergebnissen nicht ohne weiteres auf eine geringe thermogene Rolle des braunen Fettgewebes bei den Spitzhörnchen geschlossen werden; diese Einschränkung wird noch durch das Auftreten von braunem Fett bei den Kontrolltieren unterstrichen.

Besonders interessant sind die Befunde beim Potto. Bei dieser Art wurde noch kein deutliches Kältezittern beobachtet (Suckling, 1969; Suckling & Suckling, 1971; Hildwein & Goffart, 1975); beschrieben wurde lediglich ein feiner Tremor (Maréchal et al., 1975). Bei kurzfristiger Kältebelastung (24 Stunden bei 5° C) fanden Goffart et al. (1978) trotz einer Verdoppelung des O_2-Verbrauchs keine Hinweise auf die klassischen Wärmebildungsmechanismen (weder Zittern noch erhöhte Ausscheidung von Katecholaminen und 17-OH-Corticosteroiden, und auch keine Kältediurese). Sie postulierten daher beim Potto eine bisher unbekannte Art der zitterfreien Thermogenese. Allerdings fehlt bisher eine elektromyographische Untersuchung, die das Nichtauftreten von Kältezittern zweifelsfrei belegt.

d) Herzfrequenz und Sauerstoffpuls

Der erhöhte O_2-Verbrauch unterhalb der thermischen Neutralzone erfordert eine bessere Sauerstoffversorgung der Gewebe. Dies wird in erster Linie durch eine größere Förderleistung des Herzens erreicht. Daran können sowohl eine Steigerung der Herzfrequenz als auch des Schlagvolumens beteiligt sein. Außerdem können biochemische Mechanismen (z. B. Bohr-Effekt, 2-DPG- und ATP-Konzentration in den Erythrozyten) für eine stärkere Entnahme des Sauerstoffs im Gewebe sorgen (Vergrößerung der arterio-venösen O_2-Differenz).

Über diese Verhältnisse liegen bisher nur zwei Untersuchungen an Halbaffen vor. So konnten beim Riesengalago O_2-Verbrauch und Herzfrequenz

Tabelle 7: Sauerstoffpuls und Anteil der Herzfrequenz am erhöhten Sauerstofftransport unterhalb der TNZ beim Riesengalago (nach Müller & Jaksche, 1980).

Umgebungstemperatur (° C)	Mittlere Herzfrequenz (Schläge/min)	O_2-Puls (μl/Schlag)	Anteil der Herzfrequenz (%)
5	162,3	83,4	57,6
10	143,3	79	52
15	135,1	72,6	56,6
20	111,1	78	0,7
TNZ	110,9	62,2	—

gleichzeitig aufgezeichnet werden (Müller & Jaksche, 1980). Es zeigte sich dabei eine Zunahme der Schlagfrequenz unterhalb der TNZ nach der Regressionsgleichung: HF (Schläge/min) = 173—2,7·UT (° C). In dem Temperaturbereich von 25 bis 20° C erhöhten die Riesengalagos die Herzfrequenz jedoch zunächst kaum, sondern setzten andere Mechanismen ein (Schlagvolumen, AV-O_2-Differenz), wie aus der Berechnung des O_2-Pulses hervorgeht (Tabelle 7). Es zeigte sich, daß die Steigerung der Herzfrequenz bei Temperaturen von 15—5° C nur zu etwa 50—60 % den erhöhten O_2-Bedarf deckt; die restlichen 40—50 % müssen den Veränderungen im Schlagvolumen oder der AV-O_2-Differenz zugeschrieben werden. In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß bei Pottoblut im Vergleich zu menschlichem Blut ein stärkerer Bohr-Effekt und ein höherer 2,3-DPG-Gehalt in den Erythrozyten gefunden wurde (Goffart, pers. Mitteilung). Entsprechende Untersuchungen an Plumploris (Müller, 1981, 1982) ergaben eine Zunahme der Herzfrequenz unterhalb 28° C nach der Regressionsgleichung: HF (Schläge/min) = 201,9—2,86·UT (° C). Bei 5° C betrug die mittlere HF 186 Schläge/min. Ähnliche Werte erhielt Suckling (1969) bei einem Potto; hier erhöhte sich die Schlagfrequenz von 135—139 auf 170—198 Schläge/min, als das Tier von 25° C in eine Umgebung mit 6° C gebracht wurde.

e) Atemfrequenz und evaporative Wasserabgabe

Untersuchungen hierzu wurden bisher nur am Riesengalago (Müller & Jaksche, 1980), Potto (Hildwein & Goffart, 1975) und Plumplori (Whittow et al., 1977 a; Müller, 1979) durchgeführt. Sie zeigten, daß niedrige Umgebungstemperaturen sich nur geringfügig auf die Höhe der Atemfrequenz auswirken. Bei sehr tiefen Temperaturen (5—10° C) ist höchstens eine leichte Beschleunigung der Atmung festzustellen. Vermutlich wird dem erhöhten Sauerstoffbedarf vor allem durch eine größere Atemtiefe Rechnung getragen. Entsprechend unterscheiden sich auch die evaporativen Wasserverluste bei Kälte kaum von den Werten innerhalb der thermischen Neutralzone.

f) Isolationsmechanismen

Die Fähigkeit der meisten Halbaffen, trotz ihrer relativ niedrigen basalen Wärmeproduktion die Körpertemperatur auch bei kalten Umgebungstemperaturen weitgehend auf dem normalen Niveau zu regulieren, ist nur durch ihre gute thermische Isolation möglich. Dazu gehört in erster Linie das bei den meisten Arten (trotz ihres tropischen Lebensraumes) ungewöhnlich dichte Fell (Abb. 5 a). Fellproben von Plumploris (Müller, 1979) ergaben Wärmedurchgangszahlen im gleichen Bereich wie beim Faultier und Kuskus (1,65—2,17 kcal/m^2·h·° C = 6,91—9,09 kJ/m^2·h·° C). In der für niedere Umgebungstemperaturen charakteristischen kugelförmigen Schlafhaltung (Abb. 5 b) sind die Plumploris durch das dichte Fell hervorragend gegen Wärmeverluste geschützt. Eine ähnlich gute thermische Isolation kann bei den meisten anderen

Tabelle 8: Wärmedurchgangszahlen (C = thermal conductance) bei Halbaffen und Verhältnis zum gewichtsspezifischen Erwartungswert (für Temperaturen unterhalb der TNZ)

Spezies	Umgebungstemperatur (° C)	C (ml O_2/g · h · °C)	$\frac{C}{C_{th}}$ x 100[1] (%)	Quelle
Tupaia glis	9,6—29	0,09[2]	109	Bradley & Hudson (1974)
Microcebus murinus (Winter)	20	0,051—0,074[2]	54—78	Chevillard (1976)
M. m. (Sommer)	20	0,093—0,118[2]	94—119	dto.
Galago crassicaudatus	5—20	0,027—0,033[2]	84—103	Müller & Jaksche (1980)
Perodicticus potto	0—25	0,048[3]	162	Hildwein & Goffart (1975)
Nycticebus coucang[4]	10—30	0,03[3]	73	Whittow et al. (1977a)
N. c.	5—23	0,021—0,027[2]	77—100	Müller (1979)

[1] $C_{th} = 1{,}02 \cdot W(g)^{-0{,}505}$ (Herreid & Kessel, 1967); [2] $C = \frac{M}{RT-UT}$; [3] $C = \frac{M-E}{RT-UT}$; [4] Mittelwert aus Abbildung geschätzt.

Tabelle 9: Einfluß des Feuchtegehaltes der Luft auf Atemfrequenz (AF), evaporative Wasserabgabe (PC) und Verhältnis der durch Verdunstungskühlung abgeführten Wärme zur körpereigenen Wärmeproduktion (E/M) beim Plumplori und Riesengalago (nach Cartano, 1981).

Umgebungstemperatur (° C)	relative Feuchte (%)	*Nycticebus coucang*			*Galago crassicaudatus*		
		AF (min^{-1})	PC (ml $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$)	E/M	AF (min^{-1})	PC (ml $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$)	E/M
35	30	56,3	1,28	0,48	244,3	1,99	0,52
35	50	133,5	1,16	0,38	290	1,87	0,35
40	30	102	1,61	0,56	259,2	2,35	0,5
40	50	140,6	1,38	0,26	240	1,75	0,42

Halbaffen angenommen werden. Darauf weist auch ein Vergleich der bei einigen Arten ermittelten Wärmedurchgangszahlen (C = thermal conductance) mit den gewichtsspezifischen Erwartungswerten hin (Tabelle 8).

Im Gegensatz zur minimalen Wärmedurchgangszahl (minimal thermal conductance) werden bei der Berechnung dieser Größe eventuelle Veränderungen im Niveau der Körpertemperatur in Betracht gezogen. Morrison (1960) gibt hierfür folgende Formel an: $C\ (\text{ml } O_2/\text{g} \cdot \text{h} \cdot {}^\circ\text{C}) = \frac{M}{RT - UT}$. Zusätzlich kann der mit der evaporativen Wasserabgabe verbundene Wärmeverlust (E) in die Berechnung eingehen und von der Wärmeproduktion (M) abgezogen werden (dry conductance).

Wieder fällt der Potto mit einem deutlich über dem Erwartungswert liegenden Wärmedurchgang auf. Offenbar ist bei dieser Art die thermische Isolation weit schlechter als bei den anderen Halbaffen. Worauf dies beruht, und ob ein Zusammenhang mit den noch unklaren Mechanismen der Wärmebildung besteht, ist offen.

Beim Mausmaki ist die Isolation während der winterlichen Ruheperiode (Lethargiephasen) wesentlich besser als im Sommer.

Whittow et al. (1977a) und Hildwein & Goffart (1975) fanden beim Plumplori bzw. Potto keine Veränderungen der Wärmedurchgangszahlen bei Temperaturen unterhalb der TNZ. Müller (1979) und Müller & Jaksche (1980) hingegen beobachteten sowohl beim Plumplori als auch beim Riesengalago, daß die Wärmedurchgangszahlen mit fallender Umgebungstemperatur kleiner wurden, was darauf hinweist, daß die thermische Isolation bei der unteren kritischen Temperatur noch nicht ihr Maximum erreicht hat. Es ist denkbar, daß die Tiere ihre Schlafposition so veränderten, daß dabei die wärmeabgebende Oberfläche noch weiter verringert wurde. Zu einer ähnlichen Schlußfolgerung kamen Le Maho et al. (1981) beim einzigen dunkelaktiven simischen Primaten, dem Nachtaffen (*Aotus trivirgatus*).

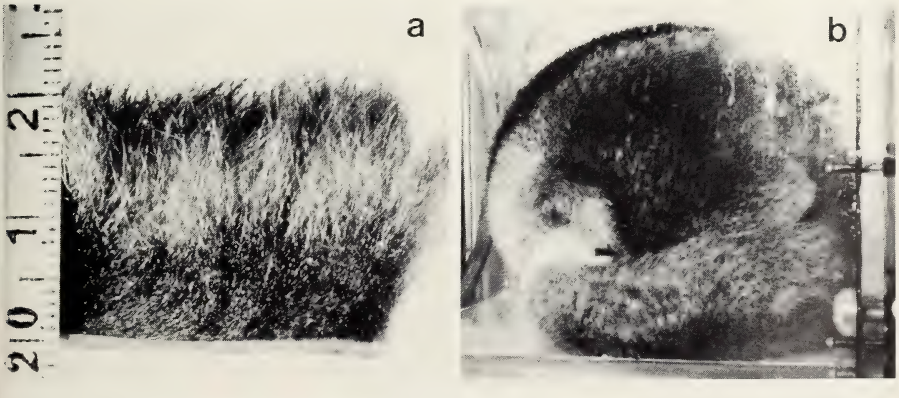


Abb. 5: a Probe aus dem Rückenfell eines Plumplori; b kugelförmige Schlafhaltung eines Plumplori bei UT = 26° C.

Zumindest für den Plumplori ist aber noch eine weitere Maßnahme von großer Bedeutung (Müller, 1979): Bei ihm wirken die Gefäßbündel in den Extremitäten als Gegenstrom-Wärmeaustauscher. In kalter Umgebung (5 ° C) treten während der Aktivitätsperiode an den Vorderextremitäten axiale Temperaturgradienten von 0,7—0,8 ° C/cm auf. Das gleiche trifft vermutlich auch für den Potto zu (Goffart et al., 1978). Mit Hilfe dieses Wärmeaustausches gelingt es den Loris, ihre Kerntemperatur auf Kosten der Temperatur ihrer Körperschale aufrecht zu erhalten. Diese Fähigkeit erklärt auch, warum bei den Lorisidae die Rektaltemperatur in kalter Umgebung häufig deutlich unter der Brust- oder Achseltemperatur liegt (z. B. Eisentraut, 1961). Die Wirkung der Gefäßbündel als Gegenstrom-Wärmeaustauscher schließt weitere physiologische Funktionen im Zusammenhang mit dem speziellen Bewegungsverhalten der Lorisidae (Suckling et al., 1969) jedoch nicht aus.

Eine für den Energiehaushalt noch unbekannte Rolle spielt das Sonnenbaden einiger tagaktiver Madagaskar-Lemuren. Die Tiere sitzen dabei, vor allem am frühen Morgen, mit dem Gesicht zur Sonne und breiten die Arme aus. Dieses Verhalten deutet auf relativ niedrige Schlaftemperaturen hin. Die Strahlungsenergie wird möglicherweise zur schnellen Anhebung der Körpertemperatur in den Aktivitätsbereich ausgenutzt.

4) Reaktion bei Hitzebelastung

Als ,,Hitze'' werden im folgenden alle Umgebungstemperaturen verstanden, die oberhalb der TNZ der einzelnen Arten liegen.

a) Körpertemperatur und Sauerstoffverbrauch

Hohe Umgebungstemperaturen werden von den kleineren Arten länger als von den großen ertragen. Chaffee et al. (1969) berichten, daß *Tupaia chinensis* bei Temperaturen von 36—37 ° C wochenlang überlebten und dabei eine erstaunlich hohe Aktivität zeigten. Weigold (1979) fand, daß bei *Tupaia belangeri* die Rektaltemperatur bei einer Belastung mit 40 ° C nach mehreren Stunden auf etwa 42 ° C anstieg; der O_2-Verbrauch erreichte 0,99 ml/g·h. Eine weitere Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 43 ° C ertrugen die Spitzhörnchen jedoch nur für ca. eine Stunde.

Beim Mausmaki beobachtete Chevillard (1976) je nach Jahreszeit verschiedene Reaktionen: Während im Herbst die Rektaltemperatur bei einer Außentemperatur von 39 ° C nur auf 39,6—39,9 ° C anstieg, führten die gleichen Versuchsbedingungen im Winter und Sommer zu einer Erhöhung auf 42,1—42,3 ° C; der O_2-Verbrauch unterschied sich dabei nur wenig von dem Niveau innerhalb der thermischen Neutralzone.

Unter den Buschbabies ertragen Zwerggalagos (*Galago demidovii*) Hitzebedingungen am längsten. Nach 6 Stunden stieg ihre Rektaltemperatur bei UT = 40 ° C auf 41,9 ° C (Dobler, 1978, 1982). Die größeren *Galago s. senegalen-*

sis und *Galago s. moholi* begannen bereits bei Temperaturen von 35 bzw. 37 ° C unruhig zu werden. Beim Senegalgalago stieg die Rektaltemperatur innerhalb von zwei Stunden auf 38,6 ° C (bei 35 ° C). Beim Moholigalago fand Dobler innerhalb von fünf Stunden einen Anstieg auf 40,8 ° C (UT = 37 ° C).

In ähnlicher Weise reagieren Riesengalagos (Müller & Jaksche, 1980); nach einem Aufenthalt von 3½ Stunden bei 38 ° C stiegen ihre Rektaltemperaturen auf 39—41,4 ° C. Dabei erhöhten sie den O_2-Verbrauch auf 0,67 ml/g·h. Hildwein & Goffart (1975) kommen nach ihren Untersuchungen am Potto zu dem Schluß, daß diese Art keine besonderen Anpassungen an hohe Umgebungstemperaturen aufweist: Bei 40 ° C stiegen die Rektaltemperaturen innerhalb von 5—6 Stunden bis auf 41 ° C an, trotz einer nur geringen Steigerung des O_2-Verbrauchs. Der Bärenmaki (*Arctocebus calabarensis*) ist nach den Beobachtungen von Charles-Dominique (1972) sehr empfindlich gegen direkte Sonnenstrahlung und stirbt nach wenigen Stunden.

Die thermoregulatorischen Reaktionen von Plumploris unter Hitzebedingungen werden unterschiedlich beurteilt. Während Whittow et al. (1977a) zu dem Ergebnis kommen, daß die Tiere gut an diese Situationen angepaßt sind, liegt nach Müller (1979) nur eine geringe Toleranz vor. Während bei Whittow's Versuchstieren die Rektaltemperatur bei Hitzebelastung (40 ° C) nach zwei Stunden erst auf 38—39 ° C anstieg, erreichten im anderen Fall die Loris nach drei Stunden Aufenthalt bei 37 ° C Rektaltemperaturen bis zu 40 ° C. In beiden Fällen stieg der O_2-Verbrauch bei Temperaturen über 35 ° C an. Möglicherweise ist die wesentlich geringere Körpergröße von Whittow's Tieren die Ursache für die unterschiedlichen Ergebnisse. Auch die kürzeren Versuchszeiten könnten hier eine Rolle spielen.

b) Atemfrequenz und evaporative Wasserabgabe

Eine entscheidende Rolle für die Temperaturregulation unter Hitzebedingungen spielt die Fähigkeit, Körperwärme in ausreichendem Maß durch Verdunstungskühlung abzugeben. Dies geschieht vor allem durch die Tätigkeit der Schweißdrüßen und/oder über die respiratorischen Oberflächen. Schweißdrüsen kommen zwar bei Halbaffen in unterschiedlicher Dichte über den ganzen Körper verstreut vor (Zusammenfassung bei Montagna & Ellis, 1963), erfüllen aber offenbar keine wichtige Funktion bei der thermoregulatorischen Kühlung des Körpers (Aoki, 1962; Ellis & Montagna, 1963; Hiley, 1976). Die Rolle der Diffusion von Wasser durch die Haut wurde noch nicht ausreichend untersucht. Beim Riesengalago fand Hiley (1976) nach 60—120 Minuten Hitzebelastung bei 40 ° C eine Zunahme der Wasserabgabe am Rücken von ca. 23 auf 36 ml $H_2O/m^2 \cdot h$. Dabei wurde aber auch die Tätigkeit der Schweißdrüsen miterfaßt.

Der wichtigste Weg, über den Halbaffen unter Hitzebelastung überschüssige Wärme abgeben, verläuft zweifellos über die Atemwege. Die meisten Arten können in dieser Situation ihre Atemfrequenz stark erhöhen. So steigert *Tupaia belangeri* die Atemfrequenz bei einer Außentemperatur von 40° C auf etwa 180/min und bei 43° C sogar auf 360/min (Weigold, 1979). Hiley (1976) ermittelte beim Riesengalago bei 40° C Werte von 250—310 Atemzügen/min. Cartano (1981) fand bei der gleichen Art bereits bei 35° C Atemfrequenzen zwischen 245 und 290/min. Für den Potto geben Hildwein & Goffart (1975) maximale Frequenzen von 170/min an (bei 40° C). Im gleichen Bereich liegen auch die von Whittow et al. (1977a) beim Plumplori ermittelten Werte (ein Tier erhöhte jedoch die Atemfrequenz auf 270/min, bei einem anderen trat keinerlei Erhöhung auf). Nach Cartano (1981) beträgt die Atemfrequenz der Plumploris bei 40° C Außentemperatur 102—141/min.

Die evaporative Wasserabgabe steigt bei allen untersuchten Arten unter Hitzebedingungen deutlich an. Beim Riesengalago (Müller & Jaksche, 1980) beträgt die Wasserabgabe bei 35° C 1,94 ml/kg·h. Bei 38° C verdoppelt sich dieser Wert annähernd (3,61 ml H_2O/kg·h). Cartano (1981) fand bei der gleichen Art Werte von 1,87—1,99 ml H_2O pro kg·h (UT = 35° C) und 1,75—2,35 ml H_2O/kg·h (UT = 40° C). Beim Moholigalago ermittelte Dobler (1978) eine pulmocutane Wasserabgabe von 4 ml H_2O/kg·h bei 37° C und von 5,8 ml H_2O/kg·h bei 40° C. Beim Plumplori registrierten Whittow et al. (1977a) bei 40° C eine durchschnittliche Wasserabgabe von 2,5 ml/kg·h, Cartano (1981) dagegen Werte von 1,16—1,28 ml H_2O/kg·h bei 35° C und 1,38—1,61 ml/kg·h bei 40° C Umgebungstemperatur.

Trotz der deutlichen Steigerung der evaporativen Wasserabgabe gelingt es den Halbaffen meist nicht, die im körpereigenen Stoffwechsel gebildete Wärme auf diesem Weg vollständig abzuführen: Die durch Verdunstungskühlung erzielte Wärmeabgabe beträgt meist nur 40—80 % der eigenen Stoffwechsel-

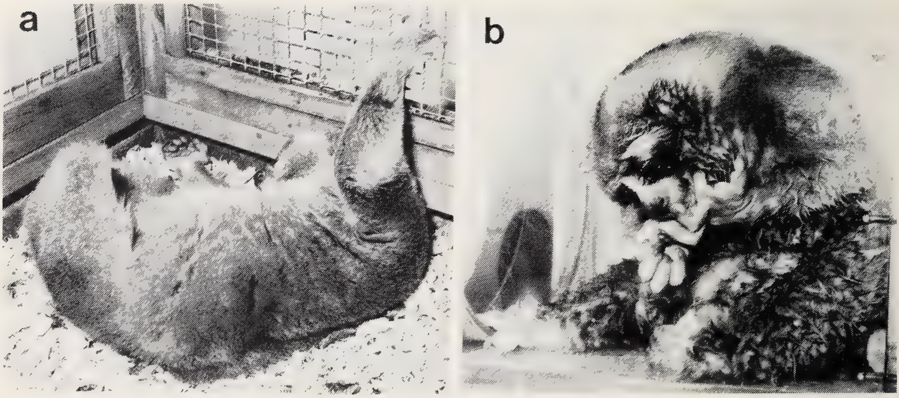


Abb. 6: a Seitenlage eines schlafenden Plumplori mit teilweise ausgestreckten Extremitäten (UT = 35° C). b Plumplori beim Einspeicheln der Hände; Gesicht, Bauch und Gliedmaßen sind bereits völlig naß (UT = 37° C).

wärme (Hildwein & Goffart, 1975; Dobler, 1978; Müller, 1979; Müller & Jaksche, 1980). Nur Whittow et al. (1977a) fanden bei ihren Plumploris, daß einige der Tiere ihre gesamte Stoffwechselwärme durch Verdunstungskühlung an die Umgebung abführen konnten. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß in ihren Versuchen die Tiere teilweise vorgetrocknete Luft atmeten, was ihre Wasserabgabe wesentlich erleichterte.

Unter natürlichen Bedingungen dürfte die relative Feuchte der Luft jedoch kaum unter 50 %, in der Regel sogar wesentlich höher liegen. Den Einfluß des Wassergehaltes der Luft auf die evaporative Wasserabgabe bei hohen Umgebungstemperaturen konnte Cartano (1981) beim Plumplori und Riesengalago zeigen. Bei beiden Arten führte eine Erhöhung der relativen Feuchte in der Atemluft von 30 auf 50 % zu einer deutlichen Reduktion der Wasserabgabe (Tabelle 9). Untersuchungen über andere Mechanismen der Wärmeabgabe (Strahlung, Leitung, Konvektion) wurden an Halbaffen noch nicht durchgeführt.

c) Thermoregulatorisches Verhalten

Bereits bei den Umgebungstemperaturen innerhalb der thermischen Neutralzone zeigen alle Halbaffen thermoregulatorisches Verhalten. Ab ca. 30 ° C ändern die größeren Arten wie Potto, Plumplori und Riesengalago ihre normale kugelförmige Schlafhaltung. Sie liegen dann ausgestreckt auf einer Körperseite (Hildwein & Goffart, 1975; Müller, 1979; Müller & Jaksche, 1980). Bei weiterer Temperaturerhöhung drehen sie sich entweder in die Rückenlage (Abb. 6a) oder liegen flach auf dem Bauch, wobei Arme und Beine möglichst weit vom Körper abgestreckt werden. Bei den kleineren Arten wie *Tupaia belangeri* (Weigold, 1979) und *Galago demidovii* (Dobler, 1978, 1982) setzen diese Maßnahmen, die eine Vergrößerung der exponierten Körperoberfläche bewirken, erst bei Temperaturen über 35 ° C ein. Bei den Galagos werden außerdem die Ohrmuscheln weit entfaltet, und die Blutgefäße erweitern sich stark (Dobler, 1978, 1982).

Bei anhaltender Hitzebelastung setzt bei einigen Arten starker Speichelfluß ein. Beim Potto tropft der Speichel nach den Beobachtungen von Hildwein & Goffart (1975) ungenutzt auf den Boden. Die Spitzhörnchen (Weigold, 1979), Buschbabies (Dobler, 1978, 1982; Müller & Jaksche, 1980) und Plumploris (Müller, 1979) verteilen den Speichel durch Belecken auf die Extremitäten und die Bauchseite. Mit den Händen wird die Flüssigkeit bei den Galagos und Plumploris auch über Ohren und Gesicht verteilt (Abb. 6b). Whittow et al. (1977a) beobachteten bei ihren Plumploris keinen Speichelfluß, was jedoch möglicherweise auf die kürzere Versuchsdauer zurückzuführen ist.

Als weitere Verhaltensweise bei Hitzestreß beschreibt Dobler (1978, 1982) bei den Galagos das Belecken der Genitalregion, wobei möglicherweise Urin aufgeleckt wird. Buschbabies zeigen außerdem das normalerweise zum Markieren eingesetzte ,,Harnwaschen''; dabei wird Urin auf die Hand- und Fußflächen verteilt. Weigold (1979) untersuchte das Verhalten von *Tupaia belangeri* unter Hitzestreß bei 43 ° C. Er beobachtete, wie die Tiere Urin abgaben und sich darin wälzten.

d) Herzfrequenz

Beim Riesengalago wurde unter Hitzebedingungen (38 ° C) ein Anstieg der Herzfrequenz auf durchschnittlich 154 Schläge/min ermittelt (Müller & Jaksche, 1980). Für kurze Perioden erreichte die Schlagfrequenz über 300/min. Fast identisch sind die Werte beim Plumplori (Müller, 1981, 1982): Hier betrug die mittlere Herzfrequenz bei 37 ° C Außentemperatur ebenfalls 154 Schläge/min; im Vergleich zu den Galagos lag die maximale Frequenz mit ca. 250 Schlägen/min deutlich niedriger.

5) Auswirkungen unterschiedlicher Haltungstemperaturen

Zwischen den langfristigen Anpassungen an klimatische Veränderungen im Freiland (Akklimatisation) und den Anpassungen an bestimmte Laborbedingungen (Akklimation) gibt es erhebliche Unterschiede. In der Regel beschränken sich letztere auf Veränderungen nur eines Faktors, z. B. der Temperatur.

Bei Spitzhörnchen (*Tupaia chinensis*) führte die Akklimation an Umgebungstemperaturen von 12,5, 24 und 35 ° C zu deutlichen Unterschieden im Gewicht einiger Organe (Herz, Niere, Braunes Fett, Leber), wobei in kalter Umgebung ein Wachstum, in heißer Umgebung häufig eine Verkleinerung festzustellen war. Ebenso stieg nach Kaltakklimation die O_2-Aufnahme von Gewebehomogenaten gegenüber den Kontrollen an (Chaffee et al., 1969, 1970). Nach 4wöchiger Akklimation an Umgebungstemperaturen von 15, 20 und 30 ° C fand Weigold (1979) bei *Tupaia belangeri* keine Unterschiede im tagesperiodischen Verlauf und in der Höhe der Rektaltemperatur gegenüber Tieren, die bei 25 ° C gehalten wurden. Erhebliche Unterschiede zeigten sich aber im O_2-Verbrauch: Während bei den 30 ° C-Tieren der minimale O_2-Verbrauch bei 0,68 ml/g·h lag, betrug er bei den 15 ° C-Tieren 0,82 ml/g·h. Messungen bei tiefen Umgebungstemperaturen zeigten, daß sich die verschiedenen Akklimationstemperaturen auch auf die thermische Isolation auswirkten: Bei den 15 ° C-Tieren erfolgte der Anstieg des O_2-Verbrauchs gegenüber den 30 ° C-Tieren deutlich langsamer, was auf eine Verbesserung der Isolation schließen läßt. Wie Chaffee et al. (1969) stellte auch Weigold (1979) ein dichteres Fell und eine Gewichtszunahme nach Kaltakklimation fest.

Dobler (1978, 1982) untersuchte die Auswirkungen verschiedener Haltungstemperaturen auf die Körpertemperatur und den O_2-Verbrauch von Moholigalagos. Er hielt je zwei Tiere zwei Monate lang bei Temperaturen von 20 ° C bzw. 30 ° C, konnte jedoch keine gravierenden Unterschiede gegenüber den bei 26 ° C gehaltenen Kontrollen feststellen; bei den 20 ° C-Tieren sanken die

Schlaftemperaturen geringfügig ab (Abb. 7). Für den Energiestoffwechsel konnte Dobler keine signifikanten Auswirkungen nachweisen; der O_2-Verbrauch lag jedoch bei den 30 ° C-Tieren in kalter Umgebung etwas höher und bei Hitze etwas niedriger als bei den 20 ° C-Tieren. Nach diesen Ergebnissen ist zumindest bei den Spitzhörnchen und Buschbabies eine Anpassung des Energiehaushaltes an langfristige Veränderungen der Umgebungstemperatur durch morphologische und biochemische Mechanismen möglich.

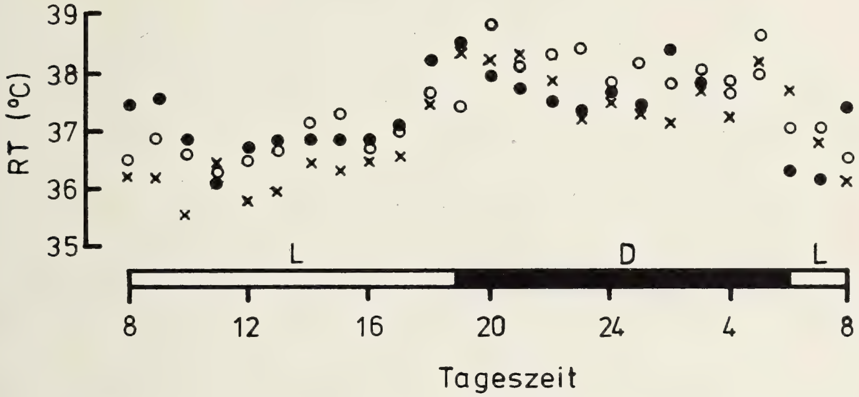


Abb. 7: Tagesverlauf (Stundenmittelwerte) der Rektaltemperatur bei *Galago s. moholi* nach langfristiger Anpassung an verschiedene Umgebungstemperaturen (x = 20 ° C; ● = 26 ° C; ○ = 30 ° C), L:D 13:11; nach Dobler (1978).

6) Lethargische Zustände

Eines der interessantesten Phänomene im Energiehaushalt der Halbaffen ist zweifellos das Auftreten winterschlafähnlicher Zustände bei einigen der auf Madagaskar lebenden Arten. Wie eingangs erwähnt, liegen die ersten Berichte über solche Schlafphasen, die zunächst irreführend als ,,Sommerschlaf'' bezeichnet wurden, bereits seit der Jahrhundertwende vor (Grandidier, 1902; Kaudern, 1914). Inzwischen hat sich gezeigt, daß diese Lethargiezustände wohl auf die Vertreter der Cheirogaleidae beschränkt sind. Bourlière & Petter-Rousseaux (1953) stellten zuerst fest, daß bei den Maus- und Katzenmakis zur Zeit des Südwinters (auf Madagaskar etwa von Juni bis September) die Körpertemperatur während des Schlafes bis in die Nähe der Umgebungstemperatur absinken kann. Spätere umfangreichere Untersuchungen von Andriantsiferana & Rahandraha (1973 b) an Mausmakis und von Russell (1974/75) an Maus- und Katzenmakis bestätigten diese Befunde (Abb. 8).

Die Mausmakis zeigen gleichzeitig mit den Lethargiephasen einen starken Rückgang der Aktivität von hormonproduzierenden Zellen in der Hypophyse: Während der Versuchsperioden mit Kurztagbedingungen (entsprechend dem

Südwinter) fand Perret (1972) eine Inaktivierung von LH-, TSH-, LTH- und ACTH-produzierenden Zellen; nur STH bildende Zellen blieben auch während des Kurztags sekretorisch tätig. Zu diesen Veränderungen im Titer einiger für den Energiestoffwechsel wichtiger Hormone passen auch die Ergebnisse von Chevillard (1976), die beim Mausmaki im Zusammenhang mit den Lethargiephasen eine deutliche Absenkung des Energiestoffwechselniveaus feststellen konnte (Abb. 9).

Während also kein Zweifel darüber bestehen kann, daß sowohl Maus- als auch Katzenmakis während des Winters auf Madagaskar in Lethargie verfallen können, ist noch unklar, wie lange solche Perioden unter natürlichen Bedingungen andauern. Bei der Gattung *Cheirogaleus* scheinen längere Schlafperioden die Regel zu sein, da diese Arten etwa von Juli bis September kaum beobachtet werden (Martin, 1972). Mausmakis dagegen werden auch in der kühleren Jahreszeit regelmäßig bei Nacht angetroffen, so daß bei dieser Art die Lethargie möglicherweise weitgehend auf den Tagesschlaf beschränkt ist. In Gefangenschaft dauern die Schlafphasen beim Mausmaki selten länger als 1—2 Tage. Allerdings sind hier die Tiere häufigen Störungen ausgesetzt (Russell, 1974/75; Chevillard, 1976). Die Bereitschaft, in Lethargie zu verfallen, scheint bei adulten Weibchen stärker als bei Männchen ausgeprägt zu sein. Beim Katzenmaki wurden Schlafperioden bis zu einem Monat beobachtet (Bourlière & Petter-Rousseaux, 1966). Die Fähigkeit zu einer kontrollierten Lethargie mit Wiedererwärmung aus eigener Kraft ist bei den Mausmakis auf Umgebungstemperaturen über 10° C beschränkt; niedrigere Temperaturen

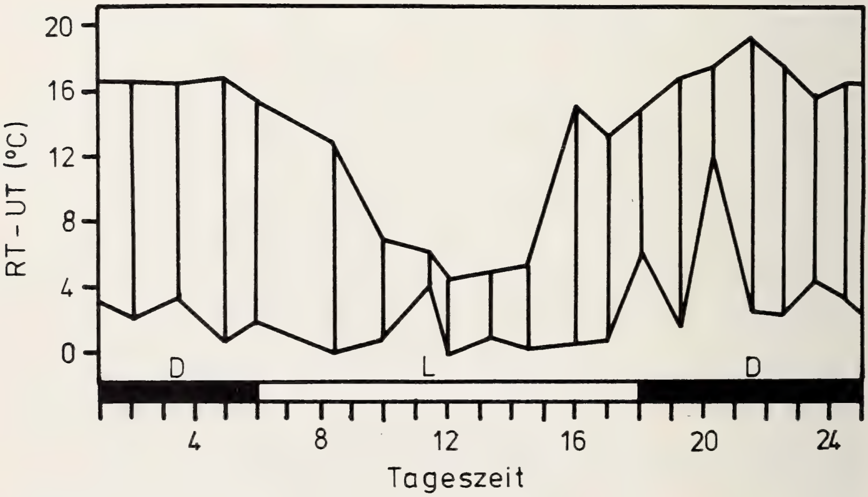


Abb. 8: Tagesverlauf der Differenz zwischen Rektal- und Umgebungstemperatur während der Monate September bis Dezember (in den USA) beim Mausmaki mit deutlich erkennbarer Tagesschlaflethargie; nach Russell (1974/75).

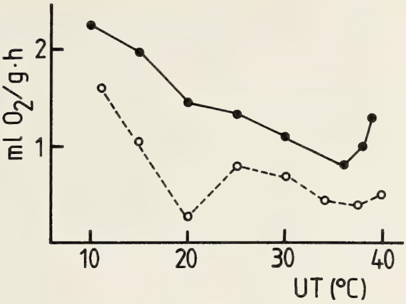


Abb. 9: O_2-Verbrauch bei einem weiblichen Mausmaki bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und zu verschiedenen Jahreszeiten (●—● = Sommer; ○---○ = Winter). Lethargie trat nur bei 20° C auf, niedrigere Umgebungstemperaturen bewirkten eine verstärkte Wärmebildung; nach Chevillard (1976).

treten während des Winters auf Madagaskar praktisch nie auf. Ein längerer Aufenthalt bei Temperaturen unter 10° C führt zu unkontrollierter Hypothermie und schließlich zum Tod der Tiere (Andriantsiferana & Rahandraha, 1974).

Insgesamt erscheinen die Lethargiezustände der Cheirogaleidae als ein dem Winterschlaf in unseren Breiten nahe verwandtes Phänomen, worauf bereits Eisentraut (1956a) hingewiesen hat. Hierfür sprechen u. a. auch die Speicherung von Fettreserven im Schwanz noch vor Beginn des Südwinters und die mit den Jahreszeiten schwankende Nahrungsaufnahme (Bourlière & Petter-Rousseaux, 1966; Andriantsiferana & Rahandraha, 1973a). Goffart et al. (1978) äußerten die Vermutung, daß die einige Stunden andauernde Lockerung der thermoregulatorischen Kontrolle der Körpertemperatur, die sie bei einigen Pottos beobachteten, möglicherweise ebenfalls einem torporähnlichen Zustand entspricht.

7) Energiebilanz

Eine vollständige Energiebilanz unter Gleichgewichtsbedingungen und bei thermischer Neutralität konnte bisher erst an zwei Plumploris, die über 50 Tage ihr Gewicht annähernd konstant hielten, erstellt werden (Müller, 1979). Bei 25° C und 55 % rel. Feuchte betrug ihre mittlere tägliche Energieaufnahme mit dem Futter 56,7 kcal/kg·24h (237,4 kJ/kg·24h). Davon wurden 9,9 kcal/kg·24h (41,4 kJ/kg·24h) ungenutzt mit dem Kot ausgeschieden; der Harnstoffgehalt des Urins entsprach einem Energieverlust von 0,8 kcal/kg·24h (3,3 kJ/kg·24h).

Aus dieser Bilanz ergibt sich eine Energiemenge von 46 kcal/kg·24h (192,7kJ/kg·24h), die den Plumploris täglich für ihren Energiestoffwechsel zur Verfügung stand. Dieser Wert stimmt gut mit dem täglichen O_2-Verbrauch der Plumploris bei gleicher Umgebungstemperatur überein, der einer Wärmebildung von 40 kcal/kg·24h (167,5 kJ/kg·24h) entspricht. Der etwas niedrigere O_2-Verbrauch dürfte darauf zurückzuführen sein, daß die Plumploris in der Atmungsküvette weniger lokomotorische Aktivität entwickeln konnten. Vergleicht man den mittleren O_2-Verbrauch während der Ruhephase mit dem Aktivitätsstoffwechsel, so ergibt sich bei wachen Plumploris eine Steigerung um den Faktor 1,36. Bei *Tupaia belangeri* fand Weigold (1979) eine Steigerung des O_2-Verbrauchs während der Aktivität um den Faktor 1,67.

8) Ontogenese der temperaturregulatorischen Fähigkeiten

Über die Entwicklung der Temperaturregulation bei Halbaffen liegt bisher nur eine ausführliche Untersuchung an neugeborenen Moholigalagos vor (Dobler, 1976, 1982). Bereits vom ersten Lebenstag an reagierten die Jungtiere auf Kältebelastung mit einer deutlichen Steigerung des O_2-Verbrauchs (Abb. 10); dabei wurde bereits Kältezittern beobachtet. Auf Grund der schlechten thermischen Isolation (spärliche Behaarung, ungünstige Relation Oberfläche/Volumen) gelang es den Jungen trotz der gesteigerten Wärmebildung nicht, ein Absinken der Körpertemperatur zu verhindern. Dies war erst von der 3. Lebenswoche an zu beobachten (Abb. 11); zu diesem Zeitpunkt war die Isolation durch das Fell entscheidend verbessert. Die Befunde lassen darauf schließen, daß neugeborene Galagos in den ersten Wochen noch sehr auf die Gegenwart der Mutter angewiesen sind. Dobler (1978, 1982) spricht von einer thermoregulatorischen Einheit zwischen Mutter und Neugeborenem. Wägele

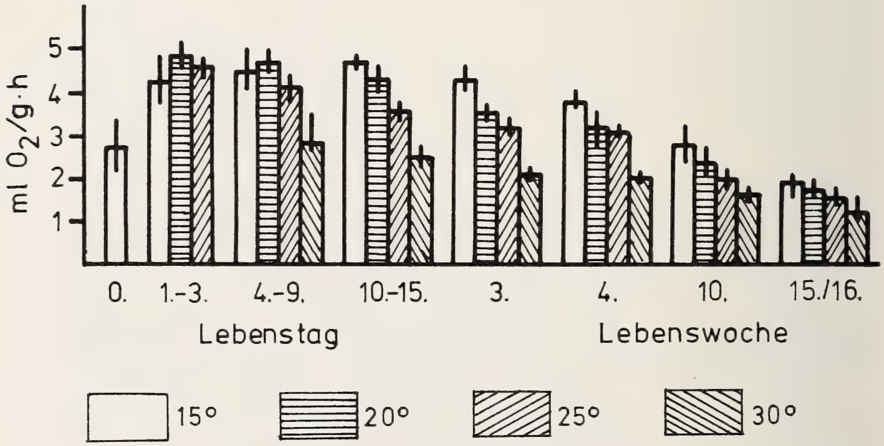


Abb. 10: O_2-Verbrauch (Mittel- und Extremwerte) von Moholigalago-Zwillingen bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und in Abhängigkeit vom Alter. Versuchsdauer jeweils 30 Minuten; nach Dobler (1976).

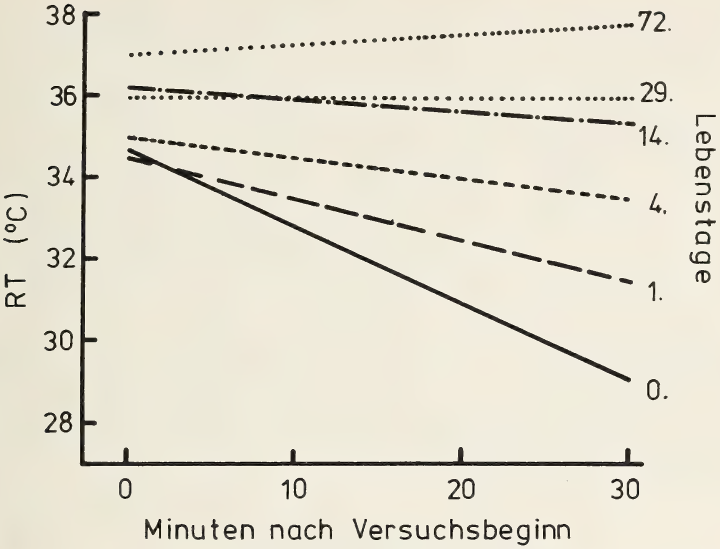


Abb. 11: Verlauf der Körpertemperatur bei einem jungen Moholigalago nach Kälteexposition (30 Minuten bei 15 ° C) in Abhängigkeit vom Alter. Etwa ab der 3. Lebenswoche kann die Körpertemperatur konstant gehalten werden; nach Dobler (1978, 1982).

(1977) beobachtete, daß die Mutter während der ersten 14 Tage die Jungen höchstens für 5—10 Minuten allein ließ. Beim Zwerggalago werden die Jungen nachts aus dem Nest getragen und bleiben während der Nahrungssuche der Mutter allein (Charles-Dominique, 1972).

Trägt man den Minimalstoffwechsel der jungen Moholigalagos (gemessen bei 30 ° C) gegen das Gewicht auf, so zeigt sich bei einem Vergleich mit den gewichtsspezifischen Erwartungswerten nach der Formel von Kleiber (1961), daß bis etwa zur 10. Lebenswoche (Gewicht 90—100 g) der O_2-Verbrauch über diesem Erwartungswert liegt und erst nach etwa 12 Wochen das Niveau adulter Tiere erreicht wird.

Ein ungewöhnliches Verhalten zeigen die Spitzhörnchen bei der Aufzucht ihrer Jungen. Diese werden in einem Nest geboren, das vom elterlichen Schlafnest getrennt ist. Die Mutter versorgt die Jungen nach der Geburt und läßt sie dann für 1—2 Tage allein. Auch später kommt sie nur im Abstand von 48 Stunden zurück, säugt die Jungen und geht dann wieder. Sie betreibt weder Fellpflege noch bedeckt sie die Jungen, so daß diese ihre Temperaturregulation völlig allein bewältigen müssen. Trotzdem gelingt es ihnen vom ersten Tag an, ihre Körpertemperatur bei 35—37 ° C zu regulieren, sofern die Außentemperatur nicht unter 20 ° C absinkt (Martin, 1968).

Typisch für die Lorisidae (und wohl auch für die Galagidae) ist, daß die Mutter das Jungtier, das sich an einen Ast klammert, während der Nahrungssuche allein läßt („parking-behaviour") (z. B. Charles-Dominique, 1977). Ein Plumplori reagierte 10—14 Stunden nach der Geburt bei Kältebelastung mit einer deutlichen Steigerung der Wärmebildung (Müller, 1977); aber auch hier reichte sie noch nicht aus, um ein schnelles Absinken der Körpertemperatur zu verhindern. Im Gegensatz zu den Galagos erfolgte kein Kältezittern. Nach dem Tod des Tieres wurden in der Thoraxregion umfangreiche Fettpolster gefunden, die sich bei einer histologischen Untersuchung als weitgehend erschöpftes braunes Fettgewebe erwiesen.

Insgesamt scheinen die Halbaffen zwar von Geburt an über die Fähigkeit zur Steigerung der Wärmeproduktion zu verfügen, aber erst die mit dem Fellwachstum eng verbundene Ausbildung einer guten thermischen Isolation befähigt sie zu einer ausreichenden Kontrolle ihrer Körpertemperatur in kalter Umgebung.

Schlußfolgerungen

Vergleicht man den Energiehaushalt der Halbaffen mit dem anderer Säugetiere, vor allem der höheren Primaten, so zeigt sich, daß der Basalstoffwechsel aller bisher untersuchten Arten um 20 % oder mehr unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nach Kleiber (1961) liegt (Abb. 12). Bei den Spitzhörnchen und Buschbabies beträgt die Reduktion des Basalstoffwechsels 20—40 %, bei den Lorisidae sogar 30—60 %, wobei der Plumplori die geringste basale Wärmebildung aufweist. Mit Ausnahme der Cheirogaleidae liegen von den madegassischen Lemuren noch keine Stoffwechseldaten vor. Die Mausmakis gleichen im basalen Energiestoffwechsel den Buschbabies, mit denen sie nach neueren systematischen Befunden wohl auch nahe verwandt sind (Charles-Dominique & Martin, 1970); sie zeigen aber außerdem starke jahreszeitliche Schwankungen im Niveau des Basalstoffwechsels.

Eine den Halbaffen vergleichbare Stoffwechselreduktion wurde bei höheren Primaten bisher nur beim Nachtaffen (Goffart, 1977; Le Maho et al., 1981) mit ca. 25 % und beim Guereza (Müller et al., 1983) mit ca. 15 % gefunden. Bei allen anderen Arten entspricht der Basalstoffwechsel weitgehend dem Erwartungswert oder liegt sogar noch höher.

Auch die Körpertemperatur der simischen Primaten zeigt im allgemeinen ein höheres Niveau. Unter den Halbaffen erreichen es nur die Buschbabies und möglicherweise die tagaktiven Madagaskar-Lemuren. Bei den anderen Prosimiern wird die Körpertemperatur entweder dauernd auf einem etwas niedrigeren Niveau geregelt (Loris), oder sie sinkt zumindest während des Schlafes oder zu bestimmten Jahreszeiten deutlich unter 35 ° C ab (Cheirogaleidae, Spitzhörnchen).

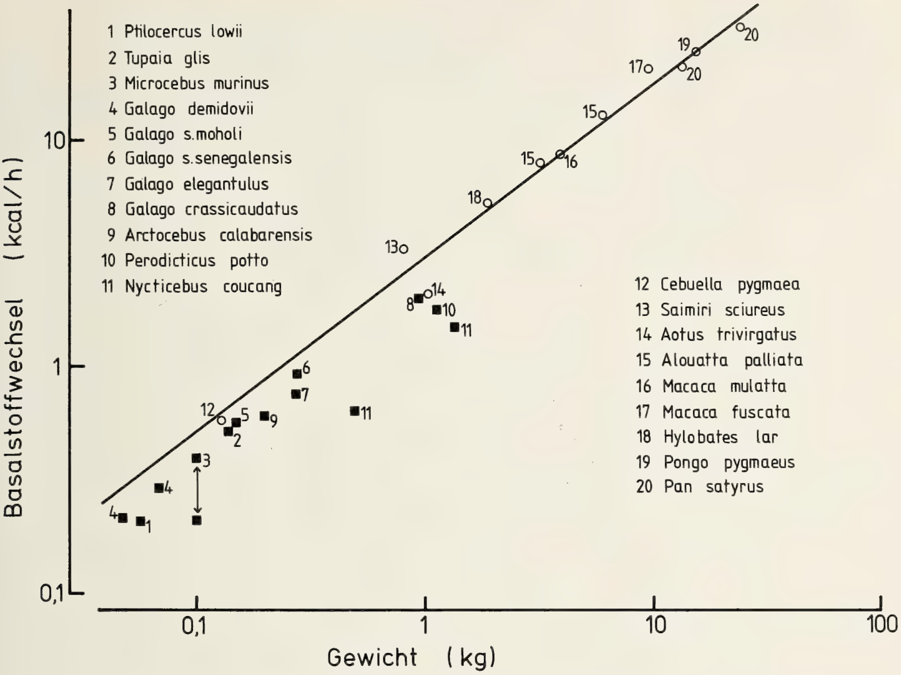


Abb. 12: Beziehung zwischen Basalstoffwechsel und Körpermasse bei Halbaffen (■) und simischen Primaten (○) in doppelt logarithmischer Darstellung. Die ausgezogene Gerade entspricht dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nach der Formel von Kleiber (1961).

Wie lassen sich diese Unterschiede zwischen Prosimiae und Simiae interpretieren? Zwei Möglichkeiten bieten sich dazu an:

1) Der niedrige Energiestoffwechsel bei den phylogenetisch ursprünglicheren Halbaffen ist ein stammesgeschichtliches Erbe und entspricht einem primären Zustand.
2) Die Stoffwechselreduktion bei den Prosimiern stellt eine physiologische Anpassung an besondere ökologische Bedingungen dar, wurde also erst sekundär erworben.

Zwischen diesen Alternativen zu entscheiden ist außerordentlich schwierig. Einerseits liegen keine Informationen über die Stoffwechselintensität ausgestorbener Formen vor, andererseits ist es fast unmöglich, bei der Vielzahl der in Frage kommenden ökologischen Faktoren (z. B. Klima, Ernährung, Feinddruck etc.) eine eindeutige Antwort darauf zu geben, welche Selektionsdrucke möglicherweise adaptive Veränderungen bewirkt haben.

Daß der Basalstoffwechsel tatsächlich an verschiedene Umweltbedingungen angepaßt werden kann, haben Untersuchungen an Vertretern aus anderen

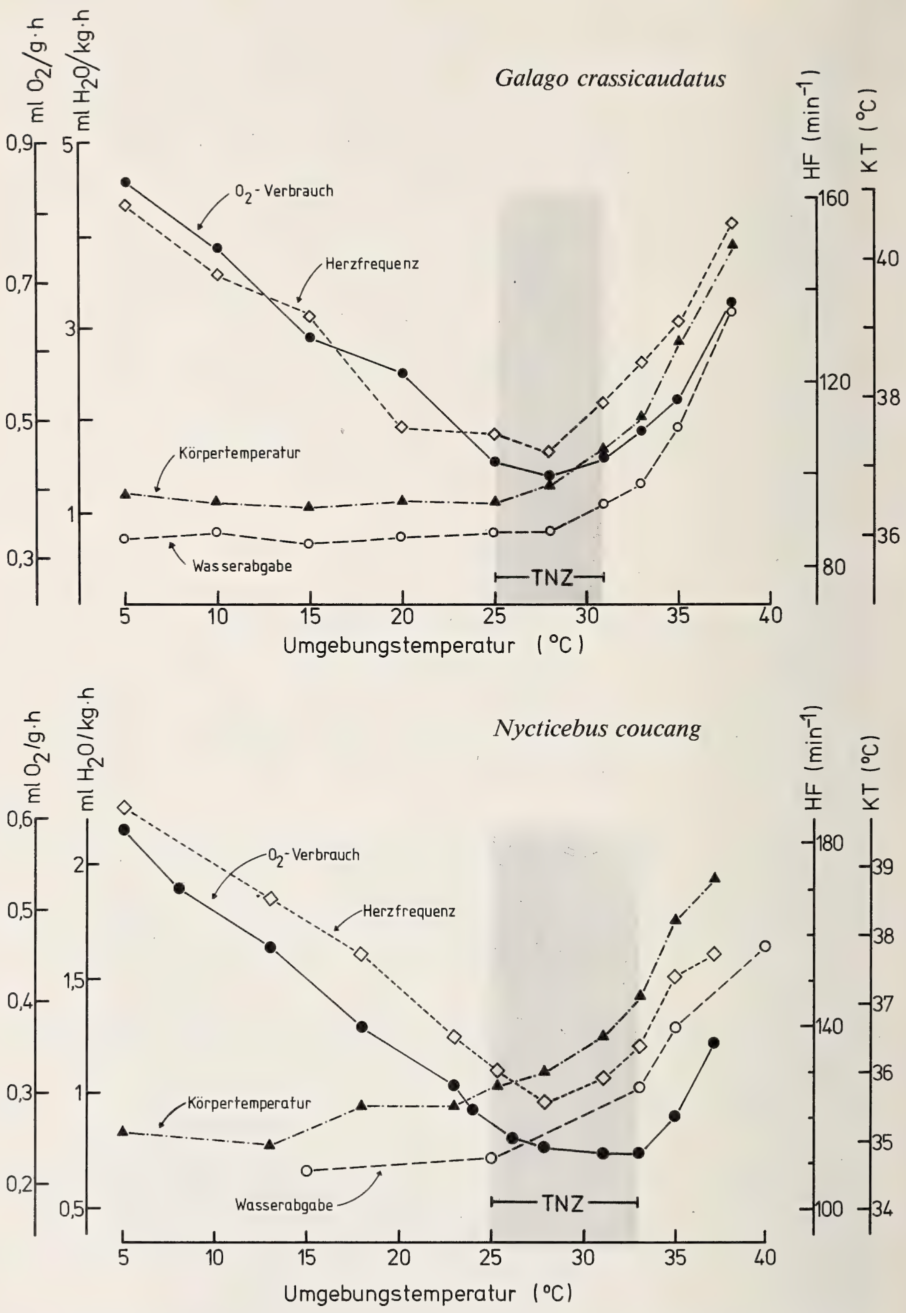


Abb. 13: Verlauf einiger für die Temperaturregulation wichtiger Parameter bei verschiedenen Umgebungstemperaturen; oben Riesengalago, unten Plumplori.

Säugetierordnungen klar gezeigt (z. B. McNab, 1974, 1978, 1979). Zieht man in Betracht, daß gerade die Halbaffen mit dem niedrigsten Basalstoffwechsel, die Lorisidae, phylogenetisch als abgeleitete Formen anzusehen sind und wahrscheinlich von galagoähnlichen Vorfahren abstammen (Walker, 1970), so gibt es Argumente für die Hypothese, wonach die Stoffwechselreduktion bei den Prosimiern auf adaptive Vorgänge zurückzuführen ist. Diese Ansicht wird noch erhärtet durch den Umstand, daß auch bei den höheren Primaten eine Absenkung des Basalstoffwechsels auftritt, die nur mit einer Anpassung an die besondere Lebensweise der betreffenden Arten zu erklären ist (Le Maho et al., 1981; Müller et al., 1983).

Sicherlich spielen auch phylogenetische Gesichtspunkte eine Rolle. Anders läßt sich die Tatsache, daß die Stoffwechselreduktion bei den Halbaffen eine allgemeine Erscheinung ist, während sie bei den höheren Primaten auf Ausnahmen beschränkt bleibt, nicht erklären. Offenbar besteht innerhalb der Halbaffen eine weit größere Tendenz zu einer erniedrigten Wärmebildung; dies kann als eine Art von Präadaption betrachtet werden, eine Grundlage für die extreme Stoffwechselreduktion, wie sie schließlich beim Plumplori anzutreffen ist.

Die Vorteile einer Absenkung des Basalstoffwechsels für den Energiehaushalt liegen auf der Hand. Dabei spielen die ausgeprägten diurnalen Schwankungen der Körpertemperatur vieler Halbaffen sicherlich eine wichtige Rolle. Besonders groß sind die Unterschiede zwischen Aktivitäts- und Schlaftemperatur bei den tagaktiven Spitzhörnchen. Nach den Berechnungen von Bradley & Hudson (1974) bedeutet bei *Tupaia glis* die starke Absenkung der Körpertemperatur bei Nacht eine Energieersparnis von mindestens 12 %; bei anderen Halbaffen dürfte der Effekt ähnlich groß sein.

Überschreitet die Stoffwechselreduktion aber ein bestimmtes Maß, dann müssen für die erzielten Spareffekte in der Energiebilanz Nachteile auf anderen Gebieten in Kauf genommen werden. Die Wärmebildung reicht dann nicht mehr aus, um ein konstant hohes Niveau der Körpertemperatur zu gewährleisten, wodurch u. a. das Bewegungsverhalten beeinträchtigt wird; die langsame Fortbewegung der Lorisidae läßt sich unter diesem Gesichtspunkt deuten. Nach den Beobachtungen von Charles-Dominique (1971) am Potto bringt die bedächtige Bewegungsweise aber auch Vorteile mit sich: möglicherweise wird dadurch Freßfeinden das Entdecken der Halbaffen erschwert. Der niedrige Stoffwechsel wirkt sich auch auf die Embryonalentwicklung aus: Obwohl die Halbaffen sehr lange Tragzeiten besitzen (beim Plumplori z. B. fast 6½ Monate), ist das Gewicht der Neugeborenen im Vergleich zum Gewicht der Mutter wesentlich niedriger als bei den simischen Primaten (Leutenegger, 1979).

Insgesamt erscheint der Wärme- und Energiehaushalt der Halbaffen als ein Kompromiß zwischen den Vorteilen einer konstant hohen Körpertemperatur einerseits und der andererseits damit verbundenen Notwendigkeit, eine hohe

Intensität des Stoffwechsels aufrecht zu erhalten. Daraus jedoch den Schluß zu ziehen, die bei einigen Arten labile Regulation der Körpertemperatur sei ein Zeichen für eine noch primitive, ursprüngliche Organisation der thermoregulatorischen Funktionen, ist nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand nicht gerechtfertigt. Vielmehr ist anzunehmen, daß die thermoregulatorischen Fähigkeiten aller Halbaffen sehr gut an die Erfordernisse in den Lebensräumen der einzelnen Arten angepaßt sind. Dabei bestehen zwischen den Reaktionen der Galagos, die als vollkommen homoiotherm gelten können, und der Loris, die eine labilere Körpertemperatur aufweisen, nur graduelle Unterschiede; alle wesentlichen Merkmale einer homoiothermen Reaktion sind aber auch bei den Lorisidae vorhanden (Abb. 13).

In Anbetracht des tropischen Lebensraumes — wohl nur Senegal- und Riesengalago werden regelmäßig mit Temperaturen um oder unter dem Gefrierpunkt konfrontiert (Bearder & Doyle, 1974) — mutet es zunächst erstaunlich an, daß viele Halbaffen zwar in kalter Umgebung keine Probleme mit ihrer Temperaturregulation haben, aber gegenüber hohen Umgebungstemperaturen (über 35 ° C) doch sehr empfindlich sind. Erklären läßt sich dies mit der niedrigen basalen Wärmeproduktion, die die Halbaffen dazu zwang, sich eine gute thermische Isolation zu verschaffen, um die Wärmeverluste möglichst gering zu halten. Das dichte Fell wirkt sich unter Hitzebedingungen aber nachteilig auf die Abgabe überschüssiger Körperwärme aus. Hinzu kommt, daß viele Arten (wohl wegen der nächtlichen Lebensweise) keine effektive evaporative Kühlung durch Schweißdrüsen entwickelt haben.

Für den Plumplori mit seiner extrem niedrigen Wärmebildung ist daher trotz seiner tropischen Umwelt offenbar die Notwendigkeit, sich vor Wärmeverlusten zu schützen, größer als die Gefahr einer Überhitzung. Dieser Selektionsdruck führte schließlich zu einer Tiergestalt, deren Verbreitungsgebiet man eher in arktischen Regionen als im tropischen Regenwald vermuten würde. Dies zeigt noch einmal deutlich, daß gerade im Bereich der energieaufwendigen Regulation der Körpertemperatur eine Beurteilung der thermoregulatorischen Reaktionen nur unter Berücksichtigung zahlreicher biotischer und abiotischer Umweltfaktoren möglich ist. Man sollte daher auch bei den Halbaffen die mehr oder weniger perfekte Regulation der Körpertemperatur nicht als Indiz für stammesgeschichtliche Zusammenhänge betrachten, sondern die unterschiedlichen Leistungen wegen der großen Anpassungsfähigkeit des Energie- und Wärmehaushaltes mehr vor dem Hintergrund der ökologischen Bedingungen für die einzelnen Arten sehen, wobei phylogenetische Gesichtspunkte jedoch nicht außer Acht gelassen werden dürfen.

Dank

Prof. Dr. M. Goffart, Lüttich, und Prof. Dr. E. Kulzer, Tübingen, bin ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und wertvolle Anregungen dankbar. Meiner Frau Ingrid danke ich für die Hilfe beim Schreiben der endgültigen Fassung.

Zusammenfassung

Es wird eine Übersicht gegeben über den gegenwärtigen Kenntnisstand in der Frage des Wärmehaushaltes bei prosimischen Primaten. In einzelnen Kapiteln werden die Regulation der Körpertemperatur und die basale Wärmebildung innerhalb der thermischen Neutralzone sowie die Reaktionen auf Kälte- bzw. Wärmebelastung dargestellt. Außerdem werden die Mechanismen der Temperaturregulation behandelt (Wärmebildung, evaporative Kühlung, Atemfrequenz, Sauerstoffpuls, Isolation durch das Haarkleid und durch Gegenstromwärmeaustausch, Verhalten) und auf das Auftreten lethargischer Zustände, die Energiebilanz und die Ontogenese der Temperaturregulation eingegangen. Abschließend wird versucht, auf Grund der bisher vorliegenden Untersuchungen an prosimischen und simischen Primaten eine Interpretation der phylogenetischen und ökologischen Grundlagen des Wärme- und Energiehaushaltes von Halbaffen zu geben.

Summary

The paper gives a survey over the present knowledge about the question of heat balance in prosimians. The various chapters deal with the regulation of body temperature and basal heat production within the thermoneutral zone and with the reactions to cold- and heat exposure. Additionally the mechanisms of temperature regulation are discussed (heat production, evaporative cooling, breathing rate, oxygen pulse, insulation through fur and countercurrent heat-exchange, behaviour) as well as the occurrence of lethargic states, energy balance and the ontogeny of temperature regulation. Finally an attempt is made to interpret the phylogenetic and ecological relations of the heat and energy balance of prosimians on the basis of the present investigations in prosimian and simian primates.

Literaturverzeichnis

Andriantsiferana, R., & T. Rahandraha (1973a): Contribution à l'étude de la biologie de *Microcebus murinus* élevé en captivité. — C. r. Acad. Sci. (Paris), Sér. D, 277: 1787—1790.

— & — (1973b): Variations saisonnières de la température centrale du Microcèbe (*Microcebus murinus*). — C. r. Acad. Sci. (Paris), Sér. D, 277: 2215—2218.

— & — (1974): Effets du séjour au froid sur le Microcèbe (*Microcebus murinus*, Miller 1777). — C. r. Acad. Sci. (Paris), Sér. D, 278: 3099—3102.

Aoki, T. (1962): The skin of primates. IX. Observations on the functional activity of the sweat glands in the *Nycticebus coucang* and *Perodicticus potto*. — J. invest. Derm. 39: 115—122.

Bearder, S.K., & G.A. Doyle (1974): Ecology of bushbabies *Galago senegalensis* and *Galago crassicaudatus*, with some notes on their behaviour in the field. — In: Martin, R.D., G.A. Doyle & A.C. Walker (Hrsg.): Prosimian biology, 109—130. Duckworth, London.

Bourlière, F., J.J. Petter & A. Petter-Rousseaux (1956): Variabilité de la température centrale chez les lémuriens. — Mém. Inst. sci. Madagascar, Sér. A, 10: 303—304.

— & A. Petter-Rousseaux (1953): L'homéothermie imparfaite de certains Prosimiens. — C. r. Soc. Biol. 147: 1594—1595.

— & — (1966): Existence probable d'un rythme métabolique saisonnier chez les Cheirogaleinae (Lemuroidea). — Folia primatol. 4: 249—256.

Bradley, S.R., & J.W. Hudson (1974): Temperature regulation in the tree shrew *Tupaia glis*. — Comp. Biochem. Physiol. 48 A: 55—60.

Brown, A.E. (1909): The tuberculin test in monkeys: with notes on the temperature of mammals. — Proc. zool. Soc. Lond. 6: 81—90.

Bruhn, J.M. (1934): The respiratory metabolism of infrahuman primates. — Am. J. Physiol. 110: 477—484.

Cartano, A. (1981): Der Einfluß des Feuchtegehaltes der Luft auf die Temperaturregulation beim Plumplori (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785) und Riesengalago (*Galago crassicaudatus*, Geoffroy 1812) bei mittleren und hohen Umgebungstemperaturen. — Staatsexamensarbeit, Tübingen.

Chaffee, R.R.J., W.C. Kaufmann, C.H. Kratochvil, M.W. Sorenson, C.H. Conaway & C.C. Middleton (1969): Comparative chemical thermoregulation in cold- and heat-acclimated rodents, insectivores, protoprimates, and primates. — Fedn Proc. Fedn Am. Socs exp. Biol. 28: 1029—1034.

—, J.C. Roberts, C.H. Conaway, M.W. Sorenson & W.C. Kaufmann (1970): Comparative effects of temperature exposure on mass and oxidative enzyme activity of brown fat in insectivores, tupaiads and primates. — Lipids 5: 23—29.

Charles-Dominique, P. (1971): Eco-éthologie des prosimiens du Gabon. — Biologica gabonica 7: 121—228.

— (1972a): zitiert in Hildwein & Goffart (1975) als persönliche Mitteilung.

— (1972b): Ecologie et vie sociale de *Galago demidovii* (Fischer 1808; Prosimii). — Fortschritte der Verhaltensforschung, Heft 9: 7—41. Parey, Berlin & Hamburg.

— (1977): Ecology and behaviour of nocturnal primates. — Duckworth, London.

— & R.D. Martin (1970): Evolution of lorises and lemurs. — Nature 227: 257—260.

Chevillard, M.-Ch. (1976): Capacités thermorégulatrices d'un lémurien malgache, *Microcebus murinus* (Miller, 1777). — Dissertation, Paris VII.

Dobler, H.-J. (1973): Untersuchungen über die Temperaturregulation des Galago, *Galago senegalensis moholi* (Smith, 1839). — Staatsexamensarbeit, Tübingen.

— (1976): Development of thermoregulation in the newborn lesser bushbaby (*Galago senegalensis moholi*, Smith 1839). — Experientia 32: 194—195.

— (1978): Untersuchungen über die Temperatur- und Stoffwechselregulation von Galagos (Lorisiformes: Galagidae). — Dissertation, Tübingen.

— (1982): Temperaturregulation und Sauerstoffverbrauch beim Senegal- und Zwerggalago [*Galago senegalensis*, *Galago (Galagoides) demidovii*]. — Bonn. zool. Beitr. 33: 33—59.

Eisentraut, M. (1956a): Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. — Fischer, Jena.

— (1956b): Temperaturschwankungen bei niederen Säugetieren. — Z. Säugetierk. 21: 49—52.

— (1960): Heat regulation in primitive mammals and in tropical species. — Bull. Mus. comp. Zool. 124: 31—42.

— (1961): Beobachtungen über den Wärmehaushalt bei Halbaffen. — Biol. Zbl. 80: 319—325.

Ellis, A.E., & W. Montagna (1963): The sweat glands of the Lorisidae. — In: Buettner-Janusch, J. (Hrsg.): Evolutionary and genetic biology of primates, Vol. 1, 197—228. Academic Press, London.

Fox, H. (1923): The temperature of monkeys. — In: Diseases in captive wild mammals and birds, 520—528. Lippincott, Philadelphia.

Goffart, M. (1977): Hypométabolisme chez *Aotus trivirgatus* (Primates, Platyrhini, Cebidae). — C. r. Soc. Biol. 171: 1149—1152.

—, B. Canguilhem, G. Hildwein & J. Juchmès (1978): The sympathico-adreno-medullary system and non-shivering thermogenesis in *Perodicticus potto* (Prosimii, Lorisidae, Lorisinae). — Comp. Biochem. Physiol. 61 C: 189—201.

Grandidier, G. (1902): Madagascar au début du 20ième siècle, 157—215. — Paris. Zitiert in Eisentraut (1956a).

Herreid, C.F., & B. Kessel (1967): The thermal conductance in birds and mammals. — Comp. Biochem. Physiol. 21: 405—414.

Hildwein, G. (1972): Métabolisme énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale. II. Résultats expérimentaux et discussion. — Archs. Sci. physiol. 26: 387—400.

— & M. Goffart (1975): Standard metabolism and thermoregulation in a prosimian *Perodicticus potto*. — Comp. Biochem. Physiol. 50 A: 201—213.

Hiley, P.G. (1976): The thermoregulatory response of the galago (*Galago crassicaudatus*), the baboon (*Papio cynocephalus*) and the chimpanzee (*Pan satyrus*) to heat stress. — J. Physiol., Lond., 254: 657—671.

Kaudern, W. (1914): Einige Beobachtungen über die Zeit der Fortpflanzung der madegassischen Säugetiere. — Ark. Zool. 9: 1—22.

Kleiber, M. (1961): The fire of life. — Wiley, New York.

Le Maho, Y., M. Goffart, A. Rochas, H. Felbalbel & J. Chatonnet (1981): Thermoregulation in the only nocturnal simian: the night monkey *Aotus trivirgatus*. — Am.J. Physiol. 240: R156—R165.

Leutenegger, W. (1979): Evolution of litter size in primates. — Am. Nat. 114: 525—531.

Maréchal, G., M. Goffart, M. Reznik & M.A. Gerebtzoff (1976): The striated muscels in a slow-mover, *Perodicticus potto* (Prosimii, Lorisidae, Lorisinae). — Comp. Biochem. Physiol. 54 A: 81—93.

Martin, R.D. (1968): Reproduction and ontogeny in tree-shrews (*Tupaia belangeri*), with reference to their general behaviour and taxonomic relationships. — Z. Tierpsychol. 25: 409—495, 505—532.

— (1972): A preliminary field-study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J.F. Miller 1777). — Fortschritte der Verhaltensforschung, Heft 9: 43—89. Parey, Berlin & Hamburg.

McNab, B.K. (1974): The energetics of endotherms. — Ohio J. Sci. 74: 370—380.

— (1978): Energetics of arboreal folivores: physiological problems and ecological consequences of feeding on an ubiquitous food supply. — In: Montgomery, G.G. (Hrsg.): Ecology of arboreal folivores, 153—162. Smithsonian Institution, Washington, D.C.

— (1979): Climatic adaption in the energetics of heteromyid rodents. — Comp. Biochem. Physiol. 62 A: 813—820.

Milton, K., T.M. Casey & K.K. Casey (1979): The basal metabolism of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). — J. Mamm. 60: 373—376.

Montagna, W., & A.E. Ellis (1963): New approaches to the study of the skin of primates. — In: Buettner-Janusch, J. (Hrsg.): Evolutionary and genetic biology of primates, Vol. 1, 179—196. Academic Press, London.

Morrison, P. (1960): Some interrelations between weight and hibernation function. — In: Lyman, C.P., & A.R. Dawe (Hrsg.): Mammalian hibernation, 75—91. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv.

— & E.H. Middleton (1967): Body temperature and metabolism in the pygmy marmoset. — Folia primatol. 6: 70—82.

Müller, E.F. (1975): Temperature regulation in the slow loris. — Naturwissenschaften 62: 140—141.

— (1977): Energiestoffwechsel, Temperaturregulation und Wasserhaushalt beim Plumplori (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785). — Dissertation, Tübingen.

— (1979): Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785). — Comp. Biochem. Physiol. 64 A: 109—119.

— (1981): Heart rate in the slow loris (*Nycticebus coucang*): Daily variation and effects of ambient temperature. — 3rd ESCPB Congress (Abstracts). Pergamon Press, Oxford.

— (1982): Heart rate in the slow loris (*Nycticebus coucang*): Daily variation, effects of ambient temperature and role for oxygen transport in blood. — Folia primatol. 38: 250—258.

— & H. Jaksche (1980): Thermoregulation, oxygen consumption, heart rate and evaporative water loss in the thick-tailed bushbaby (*Galago crassicaudatus* Geoffroy, 1812). — Z. Säugetierk. 45: 269—278.

—, J.M.Z. Kamau & G.M.O. Maloiy (1983): A comparative study of basal metabolism and thermoregulation in a folivorous (*Colobus guereza*) and an omnivorous (*Cercopithecus mitis*) primate species. — Comp. Biochem. Physiol. 74 A: 319—322.

Nelson, L.E., & C.W. Asling (1962): Metabolic rate of tree-shrews (*Urogale everetti*). — Proc. Soc. exp. Biol. Med. 109: 602—604.

Nakayama, J., T. Hori, T. Nagasaka, H. Tokura & E. Tadaki (1971): Thermal and metabolic responses in Japanese monkey at temperatures 5—38° C. — J. appl. Physiol. 31: 332—337.

Perret, M. (1972): Recherches sur les variations des glandes endocrines, et en particulier de l'hypophyse, au cours du cycle annuel, chez un lémurien malgache *Microcebus murinus* (Miller, 1777). — Mammalia 36: 482—516.

— (1978): Variations in oxygen consumption of Demidoff's bushbaby (*Galago demidovii*, Lorisidae, Primates) in captivity. — J. comp. Physiol. 126: 241—248.

Rudd, R.L. (1966): Body temperatures of Malaysian rain forest mammals. — Pacif. Sci. 20: 472—476.

Russell, R.J. (1974/75): Body temperatures and behavior of captive Cheirogaleids. — In: Tattersall, I., & R.W. Sussman (Hsrg.): Lemur biology, 193—206. Plenum Press, New York & London.

Seitz, E. (1967): Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik dunkelaktiver Halbaffen der Unterfamilie Lorisinae (Flower et Lydekker, 1891). — In: Starck, D., R. Schneider & H.-J. Kuhn (Hrsg.): Neue Ergebnisse der Primatologie, 1st Congress of the International Primatological Society, 322—326. Fischer, Stuttgart.

Stitt, J.T., & J.D. Hardy (1971): Thermoregulation in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). — J. appl. Physiol. 31: 48—54.

Suckling, J.A. (1969): The retia mirabilia of *Perodicticus potto*. A functional study. — Dissertation, University of East Africa.

— & E.E. Suckling (1971): Bio-telemetry of the skin and subdermal temperature of the prosimian *Perodicticus potto*. — In: Kao, F.F., K. Koizumi & M. Vassale (Hrsg.): Research in physiology, a liber memoralis in honour of Professor Chandler McCuskey Brooks, 661—672. Aulo Gaggi, Bologna.

—, — & A. Walker (1969): Suggested function of the vascular bundles in the limbs of *Perodicticus potto*. — Nature 221: 379—380.

Tsuji, K., T. Tatsumi & S. Tominaga (1981): Diurnal fluctuation of the body temperature in the tree shrew (*Tupaia glis*). — In: Matsumoto, G., & H.P. Kimmich (Hrsg.): Proceedings of the 5th International Symposium on Biotelemetry, 103—106. Sapporo, Nijmegen.

Vincent, F. (1978): Thermoregulation and behaviour in two sympatric galagos: An evolutionary factor. — In: Chivers, D.J., & K.A. Joysey (Hrsg.): Recent advances in primatology, Vol. III, Evolution, 181—187. Academic Press, London.

Walker, A. (1970): Post-cranial remains of the miocene Lorisidae of East Africa. — Am. J. phys. Anthrop. 33: 249—261.

Wägele, M. (1977): Jugendentwicklung des Verhaltens bei *Galago senegalensis moholi*. — Staatsexamensarbeit, Tübingen.

Weidholz, A. (1932): Bemerkungen zum Sommerschlaf der Zwerglemuren. — Zool. Gart. 5: 282—285.

Weigold, H. (1979): Körpertemperatur, Sauerstoffverbrauch und Herzfrequenz bei *Tupaia belangeri* Wagner, 1841 im Tagesverlauf. — Z. Säugetierk. 44: 343—353.

Welker, C. (1977): Zur Aktivitätsrhythmik von *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Prosimiae; Lorisiformes; Galagidae) in Gefangenschaft. — Z. Säugetierk. 42: 65—78.

Whittow, G.C., & E. Gould (1976): Body temperature and oxygen consumption of the pentail tree shrew (*Ptilocercus lowii*). — J. Mammal. 57: 754—756.

—, Lim Boo Liat & D. Rand (1977b): Body temperature and oxygen consumption of two Malaysian prosimians. — Primates 18: 471—474.

—, C.A. Scammell, J. Kamala Manuel, D. Rand & M. Leong (1977a): Temperature regulation in a hypometabolic primate, the slow loris (*Nycticebus coucang*). — Archs int. Physiol. Biochim. 85: 139—151.

Wislocki, G.B. (1933): Location of the testes and body temperature in mammals. — Quart. Rev. Biol. 8: 385—396.

Yousef, M.K., R.R.J. Chaffee & H.D. Johnson (1971): Oxygen consumption of tree shrews: Effects of ambient temperatures. — Comp. Biochem. Physiol. 38 A: 709—712.

Anschrift des Verfassers: Dr. E.F. Müller, Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Abteilung Physiologische Ökologie, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Zur Systematik, Verbreitung und Ökologie von *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 (Muridae; Rodentia)

von

F. DIETERLEN

Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

Einleitung

Colomys ist eine monospezifische Muridengattung des tropischen Afrika. Das Typusexemplar wurde 1906 von der Alexander-Gosling-Expedition im Regenwald bei Gambi am Uelle-Fluß im damaligen Belgischen Kongo gefangen und 1907 von Thomas & Wroughton als *Colomys goslingi* beschrieben¹). Vier Unterarten wurden seither bekannt: die Nominatform *goslingi*, *bicolor* von Kamerun (Thomas 1912), *plumbeus* von Äthiopien (Osgood 1928 a) und *denti* von Kenya (St. Leger 1930).

Allein durch sein dichtwolliges Haarkleid, das oberseits braungrau, unterseits rein weiß gefärbt ist, ist *Colomys* relativ leicht aus der Mannigfaltigkeit afrikanischer Nagetiere heraus zu erkennen. Ungewöhnlich lange Hinterfüße, die besonders im metatarsalen Abschnitt verlängert sind, und eine dickliche vibrissenreiche Schnauzenregion sind weitere typische Merkmale. Der Schädel bietet von oben und von seitlich eine auffallend große, gerundete und aufgewölbte Gehirnkapsel. Besonderheiten zeigen auch Lebensraum und Ernährungsweise von *Colomys*, da er nur an Fließgewässern in tropischen Regenwäldern zu finden ist und sich fast ausschließlich carnivor ernährt.

Die Stellung von *Colomys* innerhalb der Murinae wird einerseits als isoliert angesehen, andererseits werden enge verwandtschaftliche Beziehungen zur Gattung *Malacomys* vermutet.

Einzelheiten über Morphologie und Systematik von *Colomys* wurden bisher von Thomas & Wroughton (1907), Hatt (1940), Ellerman (1941) und Hayman (1966) publiziert. Zu Biologie und Verhalten und zugeordneten morphologischen Besonderheiten brachten erstmals Kingdon (1974), Dieterlen & Statzner (1981) und Stephan & Dieterlen (1982) Beiträge. Aufbauend auf den Ergebnis-

---

¹) Den ersten, m.W. nie beschriebenen Fund machte v. Carnap am 18. 12. 1897 bei Yaoundé in der damaligen deutschen Kolonie Kamerun. Dieses später richtig bestimmte Stück befindet sich in Alkohol im Zoologischen Museum der Humboldt-Universität Berlin.

sen der beiden letzteren Arbeiten und in anbetracht des umfangreichen im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart befindlichen Materials ergab sich dann der Wunsch, möglichst den gesamten in Museen lagernden *Colomys*-Bestand und die Literatur zu sichten, um so zu einer vorläufigen Gesamtschau der Gattung zu kommen.

Material und Methoden

Das mir bekannt gewordene Material von *Colomys goslingi* ist in der nachfolgenden Liste zusammengestellt. Von den insgesamt 223 Bälgen und Schädeln und Alkoholstücken konnten nur 11 nicht angesehen, ihre Daten aber verwertet werden (8 Exemplare des L.A.C.M. Los Angeles; 2 Stücke der Sammlung des I.R.S.A.C. Lwiro und 1 Stück — Typus von *C. g. plumbeus* — des F.M.N.H. Chicago. Die Bestände des A.M.N.H. New York (1977), des B.M.N.H. London (1977), des M.R.A.C. Tervuren (1976) und des U.S.N.M. Washington (1977) wurden in den betreffenden Sammlungen bearbeitet, alle übrigen nach Stuttgart ausgeliehen und dort untersucht (1981/82).

1. American Museum of Natural History, A.M.N.H. New York

   26 Exemplare: 51303, 49750—49751, 49753, 49756—49758 (Medje, Zaire); 49749 (Gamangui, Zaire); 49754—49755 (Niapu, Zaire); 55209—55221 (Luluabourg, Zaire); 118860 (Kabuli, Zaire); 181134—181135 (Tshibati, Zaire).

2. British Museum (Natural History), B.M.N.H. London

   32 Exemplare: 7.7.8.172 (Gambi, Zaire) — Typus von *C. goslingi*; 12.10.25.14 (Bitye, Kamerun) — Typus von *C. g. bicolor*; 19.5.8.92.—19.5.8.93 (Medje, Zaire); 19.5.8.94—19.5.8.95 (Poko, Zaire); 19.11.2.24 (Inkongo, Zaire); 26.7.6.282—26.7.6.288, 26.7.6.290, 26.7.6.292—26.7.6.296 (Luluabourg, Zaire); 30.7.1.1 — Typus von *C. g. denti* — und 30.7.1.2 (Elburgon, Kenya); 30.11.11.340—30.11.11.342 (Mboga, Zaire); 34.5.7.3—34.5.7.8 (Kericho, Kenya); 63.1118 (n. Tshokwe, Angola).

3. Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, B.Z.M. Berlin

   1 Exemplar: 67910 (Yaundé, Kamerun)

4. Carnegie Museum of Natural History, C.M. Pittsburgh

   8 Exemplare: 42469 (Tehangue b. Ebolowa, Kamerun); 42470—42471 (Nkometou b. Yaoundé, Kamerun); 42472—42473, 42476 (Yokadouma, Kamerun); 42474—42475 (Moloundou, Kamerun).

5. Field Museum of Natural History, F.M.N.H. Chicago

   3 Exemplare: 18633 (Little Abbai zw. Sakalla und Njabarra, Äthiopien) — Typus von *C. g. plumbeus*; 80304—80305 (Dundo, Angola).

6. Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale, I.R.S.A.C. Lwiro, Zaire

   2 Exemplare: D 5767, D 5793 (Lemera, Zaire)

7. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, I.R.S.B. Bruxelles

   1 Exemplar: 13396 (Mutsora, Zaire)

8. Musée Royal de l'Afrique Centrale, M.R.A.C. Tervuren

   48 Exemplare: 4522—4527, 4540, 4853 (Poko, Zaire); 4528, 13011 (Medje, Zaire); 6299—6301 (Inkongo, Zaire); 7070, 7089, 7127—7128, 7138—7139 A + B, 7148,

7151, 7153, 7160, 7515 (Luluabourg, Zaire); 7286 (Luebo, Zaire); 13686 (Kasanga-Kasongo, Lunda Port, Kwango, Zaire); 20682 (Kasika, Zaire); 21790 (Bukavu, Zaire); 21815 (Stanleyville, Riv.Amandjene, Zaire); 21953, 21964, 38619 (Kamituga, Zaire); 23167 (Blukwa, Zaire); 29907—29908 (Nyambasha, Zaire); 29909 (Buhobera, Zaire); 29910 (Kabira, Zaire); 29611—29613 (Bushushu, Zaire); 29614 (Irangi, Zaire); 31408—31413 (Butembo, Zaire).

9. Muséum National d'Histoire Naturelle, M.N.H.N. Paris
   2 Exemplare: 1952,470 (Yokadouma, Kamerun); 1970,436 (Yaoundé, Kamerun).
10. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, M.C.Z. Cambridge, Mass.
    4 Exemplare: 14685, 17644—17645, 19161 (Metet, Kamerun).
11. Natural History Museum of Los Angeles County, L.A.C.M. Los Angeles
    8 Exemplare: 53159—53166 (Bundemusumba und Ntaudi, Bwamba Forest, Uganda)
12. Naturhistorisches Museum, N.M.B. Basel
    16 Exemplare: 4016(7894) (Luluabourg, Zaire); 7520—7523, 7527—7534 (Irangi, Zaire); 7524, 7526 (Lemera, Zaire); 7525 (Tshibati, Zaire).
13. Naturhistorisches Museum Wien, N.M.W. Wien
    8 Exemplare: 21819 (Ebolowa, Kamerun); 7 Stück Sammlernummern: 15; 79,60; ferner 30676—30680 (North Nandi Forest, Kenya)
14. Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, S.M.N.S. Stuttgart
    56 Exemplare: 15013—15015, 19881—19889, 32296—32299 (Parc National du Kahuzi-Biega, Zaire); 15016, 19870—19880 (Irangi, Zaire); 15017—15022 (Uinka, Ruanda); 27059—27064, 27679—27681, 27685, 30122—30125, 32136 (bei Gilo, Imatong Mts., Sudan); 27682—27684 (Katire, Imatong Mts., Sudan); 30713 (Talanga, Imatong Mts., Sudan); 30714 (Imatong Mts., Sudan); 27686 (bei Iwatoka, südl. Yei, Sudan); 32300 (Bafut-Ngemba-Reservat, Mt. Lefo, Kamerun).
15. United States National Museum, U.S.N.M. Washington D.C.
    2 Exemplare: 375396 (Mukaba, P.N.K.B., Zaire); 375906 (Kiptogot, Mt. Elgon, Kenya).
16. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Z.F.M.K. Bonn
    8 Exemplare: 68,548—68,551 (Uinka, Ruanda); 68,552—68,553 (Lemera, Parc National du Kahuzi-Biega, Zaire); 74,365—74,366 (Bafut-Ngemba-Reservat, Mt. Lefo, Kamerun).
17. Zoologisches Museum Zürich, Z.M.Z. Zürich
    7 Exemplare: 14202 (Irangi, Zaire); 14207, 14209, 14210—14211, 14214 (Uinka, Ruanda); 14457 (Tshibati, P.N.K.B., Zaire).

Morphologische Merkmale

Das Haarkleid

Struktur. — *Colomys* besitzt — als Anpassung ans Wasserleben — ein auffallend dichtes Haarkleid, das sich sehr weich und wollig anfühlt. Bei mikroskopischer Betrachtung sieht man, daß nicht nur die Wollhaare, sondern auch

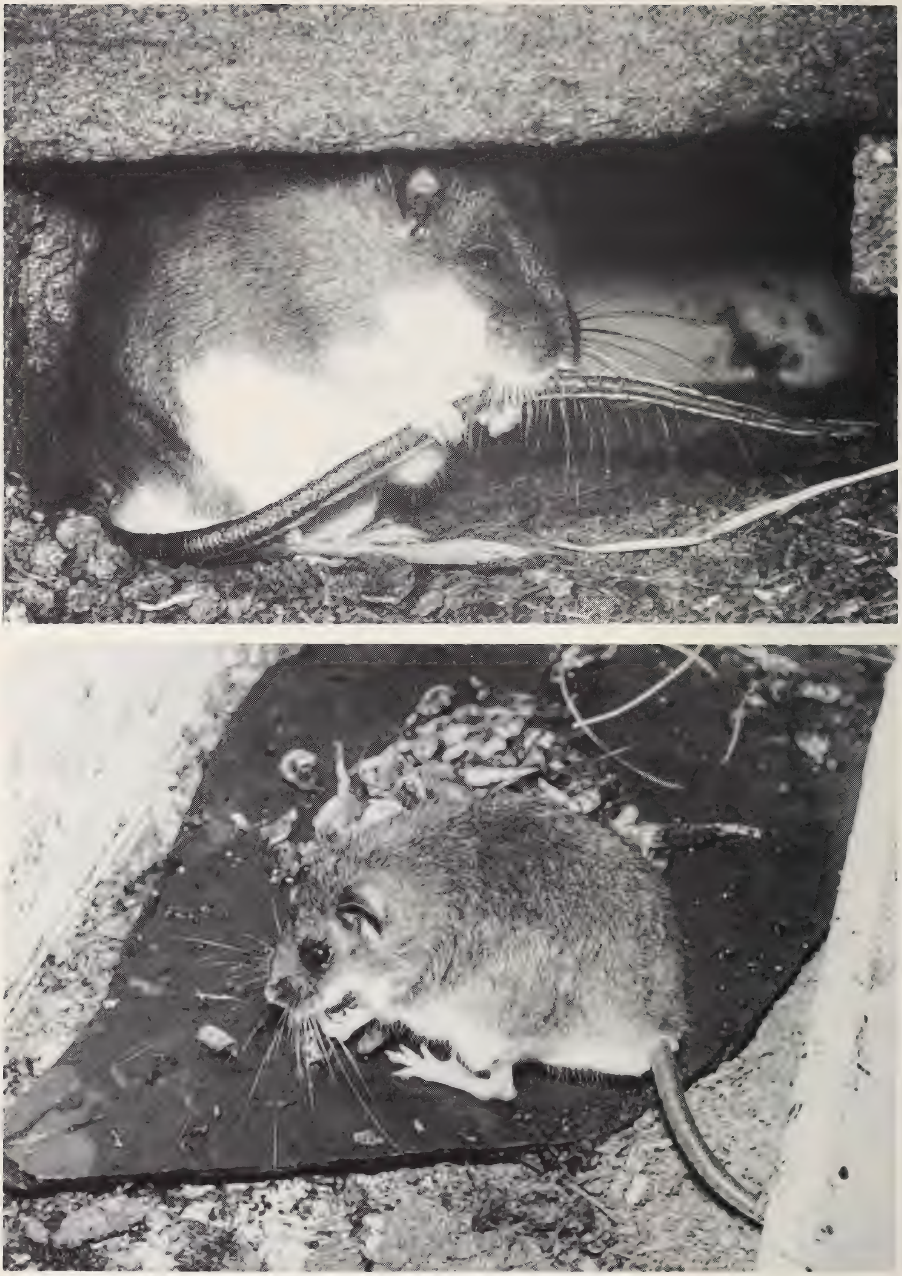


Abb. 1: *Colomys goslingi*, Käfigtier, in seinem Bau aus Preßtorf (oben) und bei der täglichen Garnelenmahlzeit (unten). Man beachte die starke, vibrissenreiche Oberlippe, den weißen Borstensaum am Schwanz und den langen Hinterfuß.

die unauffälligen Grannen sehr dicht stehen, sich jedoch nur wenig über das Niveau der Wollhaarspitzen erheben. Die Haarlänge am Rücken beträgt durchschnittlich ca. 10 mm, maximal 12—14 mm, am Bauch ungefähr die Hälfte dieser Werte.

Färbung. — Auffälligste Färbungseigenschaften sind die braunrötliche, oft stark verdüsterte Oberseitenfärbung und die rein weiße Unterseite. Zusammen mit der wolligen Fellstruktur ergibt sich eine Merkmalskombination, die *Colomys* unter den afrikanischen Nagern unverwechselbar macht. Die Trennungslinie zwischen der Färbung der beiden Körperteile ist scharf und verläuft nahezu parallel zur Körperlängsachse. Nur an der Außenseite von Vorder-und Hinterbein reicht die Oberseitenfärbung weiter nach unten. Die weiße Unterseite schließt auch das ganze Mundgebiet bis zur Nase mit ein (Abb. 1).

Die relativ kurzen Ohren sind an der Außenseite schwach bis mittelmäßig behaart, färbungsmäßig der Körperoberseite angepaßt. Füße und Hände sind dünn mit kurzen silbrigweißen Härchen besetzt. An der hinteren Basis der Ohrmuschel befindet sich ein eng umgrenzter Fleck reinweißer Haare.

Der Schwanz ist oberseits stets dunkel pigmentiert. Auf der Unterseite kann er ganz an der Basis ebenfalls dunkel sein, zur Mitte und Spitze hin dagegen ist er immer schwach oder nicht pigmentiert. Die helle Unterseite trägt auch silbrigweiße Haare (Abb. 1), die zur Spitze hin immer dichter werden und eine Art Saum bilden, der als Verstärkung der Ruderwirkung des Schwanzes (ähnlich mancher anderer wasserlebender Säuger) gedeutet werden könnte. Die Oberseite des Schwanzes ist mit dunklen Borsten dünn behaart.

Besonders stark ausgeprägt ist die Vibrissenregion. Die längsten bis zu 5 cm messenden Tasthaare sitzen in der oberen Oberlippenregion, im unteren Teil sitzen kürzere Vibrissen in großer Zahl, also direkt über der Mundöffnung (vgl. Abb. 1 und Beschreibung der Schnauzenregion, weiter unten). Von der Seite gesehen, ist die untere Hälfte oder ein Drittel der Vibrissen weiß, während die oberen Teile färbungsmäßig der Oberseite angepaßt sind, jedoch stehen weiße Vibrissen auch schon im Bereich der Oberseitenfärbung.

Altersbedingte Färbungsunterschiede sind vorhanden. Da juvenile und halbadulte Stücke in den Sammlungen aber sehr selten sind, können nur wenig Angaben gemacht werden. Vier juvenile Tiere mit Kopfrumpflängen zwischen 73 und 93 mm und Gewichten von 10—21 g waren oberseits dunkelgraubraun gefärbt. Rottöne, wie sie viele adulte *Colomys* besitzen, fehlten ganz. Das Alter solcher Jungen mag zwischen 4 und 8 Wochen liegen. Vermutlich zwischen 6 und 10 Wochen und bei KRL von 90—100 mm und Gewichten von 20—30 g setzt bei Halbadulten die Umfärbung ein. Mit 100 mm KRL und > 30 g Gewicht trägt *Colomys* bereits das adulte Haarkleid.

Geographische Abwandlung der Färbung (vgl. Verbreitungskarte Abb. 5). — Während die Oberseitenfärbung geographischen Abwandlungen

Tabelle 1: Körpermaße adulter *Colomys goslingi* aus dem ganzen Verbreitungsgebiet. Es wurden hier nur Fundorte berücksichtigt, von denen entweder ganze Serien stammen (Luluabourg, Irangi, Uinka), oder es wurde das Material mehrerer nahe beieinanderliegender Fundorte zu einer Gebiets-Serie zusammengefaßt (Imatong Mts. Kahuzi-Biega-Gebiet); ferner wurden auch Fundorte größerer Gebiete vereinigt, wenn erkennbar war, daß das betreffende Material relativ einheitlich war (NO-Zaire, Tiefland von Kamerun).

Fundgebiet	Kopfrumpflg. mm	Schwanzlänge mm	Hinterfußlänge mm	Ohrlänge mm	Gewicht g
Mt. Lefo/Kamerun n = 3	134 (128—137)	186 (182—189)	39,5 (38,5—40)	19,7 (19—20)	—
Tiefland von Kamerun n = 9—11	130 (116—143)	157 (141—175)	38,3 36—41)	19,4 (17—21)	—
Luluabourg/Zaire n = 10—13	130 (121—142)	155 (140—170)	38,0 (35—40)	19,5 (17—22)	—
N-Zaire (Gambi, Poko, Medje, Niapu, Gamangui) n = 9—11	125 (115—131)	159 (130—167)	37,6 (36—39,5)	20,1 (18—21)	—
Irangi/Zaire n = 11—12	118 (105—126)	158 (146—171)	36,5 (34—38)	18,3 (16—21)	56 (46—68)
Parc Nat. Kahuzi-Biega/Zaire n = 12—13	121 (105—135)	160 (149—170)	37,7 (37—38,5)	19,3 (17—20,5)	56 (46—73)
Uinka/Ruanda n = 8—13	115 (103—124)	140 (125—158)	36,0 (35—37,5)	17,6 (17—18,5)	54 (46—64)
Bwamba Forest/Uganda n = 4—6	125 (116—135)	164 (160—167)	38,3 (38—39)	19,3 (19—21)	61 (56—75)
Imatong Mts./Sudan n = 14—17	124 (115—140)	169 (150—184)	39,1 (37—40)	18,7 (17—20)	58 (50—64)
West-Kenya n = 6—8	121 (112—130)	168 (152—180)	—	19,0 (18—20,4)	58 (50—68)
Äthiopien n = 1	148	180	40,0	—	—

unterliegt, ist die Färbung der Unterseite (mit einer Ausnahme: Mt. Lefo, Kamerun) ein reiches Weiß ohne jegliche Beimengungen.

Dunkelste Oberseitenfärbung, d. h. ein mehr oder weniger stark grau- und schwarzgrau übertöntes Braun besitzen eindeutig alle aus Montanwaldgebieten stammenden Tiere, so das einzige Stück aus Äthiopien (Osgood 1928 a; Hayman 1966) aus 2500—2600 m, die Serie aus den Imatong Mts. aus 1000 m (Katire) und 1900 m (Gilo), das Stück vom Mt. Elgon aus 2650 m, die kleine Serie aus dem Raum Kericho/Kenya aus 2100 m bzw. das Exemplar von Elburgon/Kenya aus 2450 m. Ferner die Serie von Uinka/Ruanda vom östlichen Rand des zentralafrikanischen Grabens — 2100—2300 m — und die vom Westrand, d. h. vom Kahuzi-Biegagebiet/Zaire aus 1900—2450 m und die drei Stücke vom Mt. Lefo/Kamerun aus 1800—1900 m. Gut vergleichbar ist diese düstere, an Rottönen arme Färbung mit der der noch nicht adulten *Colomys*. Im Gegensatz zu dieser dunklen Tönung steht die aufgehellte Oberseitenfärbung, d. h. Felle mit starken Rotanteilen bei gleichzeitigem Verschwinden der düsteren Grautöne. Am ausgeprägtesten ist dies bei den Serien von Poko, Medje, Niapu und Inkongo der Fall, die unterhalb 1000 m im oder am Rande des Kongobeckens liegen. Nur wenig dunkler sind die Stücke der Serien von Luluabourg und Irangi gefärbt. Erstaunlicherweise und als Ausnahme der hier gefundenen Regel sind die vier Exemplare von Metet/Kamerun (600—700 m) ebenso düster gefärbt wie die Hochlandtiere und heben sich klar ab von den anderen Stücken aus dem Kameruner Tiefland (Yaoundé, Ebolowa, Bitye, Yokadouma usw.). Die aber wohl dennoch höhenbedingten Färbungsunterschiede — beruhend auf der Zu- bzw. Abnahme des verdüsternden Farbstoffes Eumelanin — gibt es im Kivugebiet/Ostzaire auch bei anderen Arten und sind sehr schön bei *Praomys jacksoni* und *Malacomys longiceps* nachzuweisen. Eisentraut (1973) hat wiederholt auf diese Erscheinung bei Muriden und anderen Säugetieren seines Kameruner Materials hingewiesen und sie als Beweise für die Gloger'sche Regel angesehen unter gleichzeitigem Hinweis auf das Fehlen einer plausiblen Erklärung für diese Erscheinung.

Vergleicht man nun all die relativ dunklen Hochlandformen untereinander, so heben sich vier als besonders dunkel heraus: die Stücke vom Mt. Lefo-Gebirge/Kamerun, die meisten aus West-Kenya stammenden Exemplare, die ganze Serie von den Imatong Mts./Sudan und das einzige Exemplar aus Äthiopien. Anders ausgedrückt: Hochlandstücke vom Nordwest- und Nordostrand des Verbreitungsgebietes der Gattung sind oberseits klar am dunkelsten gefärbt. Überdies sind alle vier Vorkommen nicht nur in Randlagen, sondern schon eindeutig in isolierte Gebiete situiert. Wie wir noch sehen werden, steht dieses Resultat nur teilweise im Einklang mit der Unterarteneinteilung.

Andere Färbungsmerkmale von *Colomys* variieren geographisch nur wenig oder garnicht, haben jedenfalls keinerlei Bedeutung, so auch nicht die Färbung der Schwanzhaut bei der von St. Leger (1930) aufgestellten Unterart *denti* (s. auch Kritik Haymans, 1966). Der weiße Fleck an der hinteren Basis der Ohrmuschel ist dagegen bei den Stücken vom Mt. Lefo/Kamerun und bei der Serie aus dem Südsudan eindeutig schwächer ausgebildet als bei den Stücken aller übrigen Fundorte, steht also vielleicht in Beziehung zur allgemeinen Dunkelfärbung der Oberseite in diesen Gebieten. Beim Mt. Lefo-Material mischen sich Verdunklungen sogar in die weiße Unterseite ein, so an der Unterlippe, den Flanken, Ober- und Unterschenkeln (vgl. Beschreibung von *C. g. eisentrauti* weiter unten).

Körpermaße

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Körpermaße von Serien einzelner Fangorte bzw. Zusammenfassungen verschiedener geographisch benachbarter Fundorte.

In der Kopfrumpflänge gibt es eine Variation von 33 mm von der kleinsten Form aus Ruanda (115 mm) bis zur größten aus Äthiopien (148 mm). In der Schwanzlänge ist wiederum die ruandesische Form die kleinste mit 140 mm gegen die Populationen aus Kamerun, Kenya und Äthiopien mit rund 180 mm. Bei der Hinterfußlänge und der Ohrlänge sind die Extreme ganz ähnlich gelagert.

Das rechnerisch ermittelte ,,Durchschnittsexemplar'' eines adulten *Colomys goslingi* hat folgende Maße: KRL 126 mm (103—148); SL 164 mm (125—186); HFL 37,8 mm (34—40); OL 19,0 mm (16—22); Gewicht 55,8 g (45—73). Die außerordentliche Länge des Hinterfußes beträgt demnach genau 30 % der KRL. Ellerman (1941) hat bereits auf ähnlich hohe Werte aufmerksam gemacht. Die Relation von KRL und SL ist dagegen für einen Muriden nicht ungewöhnlich.

Biogeographisch und in bezug auf die beschriebenen Unterarten sind die Größenverhältnisse nicht einfach zu interpretieren. Die für viele afrikanische Muridenarten geltende Regel, nach der Formen des Hochlandes größer als die des Tieflandes sind, gilt für *Colomys* nicht eindeutig, so sind zwar die meisten vom Hochland stammenden Tiere relativ groß, die kleinste Form von Uinka/Ruanda stammt aus 2300 m aber ebenfalls vom Hochland. Umgekehrt sind die *Colomys* aus tieferen Lagen (500—1000 m) sehr unterschiedlich groß — von 118 mm (Irangi) bis 130 mm (Tiefland von Kamerun und Luluabourg).

Bei der Schwanzlänge sind die Verhältnisse ähnlich unklar. Bei der in der Tabelle 1 nicht aufgeführten KRL-SL-Relation sticht nur das Ergebnis der Stücke aus Kenya hervor, mit hohen 139 %, gegen sonst ca. 120—135 %.

Durch besondere Körper- und/oder Schwanzlänge heben sich (wie bei der Fellfärbung) wiederum Tiere aus vier Gebieten heraus: Äthiopien, Kenya, Imatong Mts./Sudan und Mt. Lefo/Kamerun, also wiederum Formen vom NO- und NW-Rand des Verbreitungsgebietes.

Weitere äußere Merkmale

Zitzenzahl: *Colomys* hat acht Zitzen, angeordnet in vier Paaren, von denen 2 pektorale Paare sind (je 1 prae- und postaxillar), ferner 1 abdominales und 1 inguinales Paar. Formel 2 — 2 = 8. Diese Zitzenzahl und -anordnung wird von mehreren früheren Autoren ebenfalls angeführt. Allein bei der Originalbeschreibung von *C. g. bicolor* hat Thomas (1912) 6 Zitzen genannt: ,,mammae apparently 2 — 1 = 6''. Da ihm nur ein trockener Balg zur Verfügung stand, ist es fraglich, ob diese Angabe richtig ist.

Gaumenfalten: Die von Eisentraut (1976) festgestellte Formel 2 — 5 = 7, nach der die beiden ersten (antemolaren) Falten durchgehend sind und die folgenden fünf intermolaren Falten unterbrochen, kann ich für das einzige von mir untersuchte Exemplar bestätigen. *Colomys* besitzt also das bei Muriden übliche Muster.

Form und Struktur der Füße: Der Vorderfuß ist sehr schmal und fast ohne Pigment, die Behaarung ist weiß. Der äußerst kurze Daumen trägt einen kaum erkennbaren Nagel. Die anderen Finger sind relativ lang. Der Hinterfuß ist ungewöhnlich lang und mißt mit Krallen 30 % der Kopfrumpflänge (Abb. 1). Die Fußfläche ist, wohl in Anpassung an den weichen Untergrund des Biotops, ziemlich breit, breiter als bei der ähnlichen Gattung *Malacomys*, und fühlt sich weich gepolstert an. Die Zahl der Fußschwielen beträgt 6, einschließlich der sog. Hypothenarschwiele, die *Malacomys* zu fehlen scheint.

Schwanz: An den schuppigen Schwanzringeln, die oberseits durchgehend, unterseits lückenhaft pigmentiert sind, sitzen relativ unauffällige Borsten, deren Länge über etwa zwei Schwanzringelbreiten geht; bei Malacomys sind sie nur halb so lang.

Schnauzenregion: Auf die stark entwickelte, wie angeschwollen aussehende Oberlippe von *Colomys* (Abb. 1, oberes Bild) hat Kingdon (1974 p. 574 und 665) durch sehr instruktive Abbildungen hingewiesen und dabei Vergleiche zur (seiner Meinung nach nahe verwandten) Gattung *Malacomys* gezogen. Er schreibt: ,,In *Colomys*, this upper lip is greatly swollen to accomodate the roots of curved white vibrissae which fan out to surround the mouth, the chin too, carries well-developed hairs and is also relatively swollen. *Colomys* is actually able to 'close its mouth', the two halves of the upper lip meeting the lower and sealing over the teeth. This modification might have something to do with its method of seeking food and its semiaquatic life.'' Der Lipppenschluß ist bei *Colomys* in der Tat sehr eindrucksvoll, und die behaarten Oberlippenhälften dringen bei geschlossenem Mund jederseits sogar noch ein Stück in das Mundlumen ein. Bei *Malacomys* dagegen schließen die Lippen nicht ganz, weshalb immer ein Teil der Nagezähne sichtbar ist, allerdings nicht so stark, wie Kingdon es dargestellt hat. Was die Oberlippenstruktur von *Colo-*

Tabelle 2: Schädelmaße (in ¹⁄₁₀ mm) adulter *Colomys goslingi* aus dem ganzen Verbreitungsgebiet. Die Auswahl der Fundorte und -gebiete wurde nach denselben Gesichtspunkten vorgenommen, wie schon in Tabelle 1 angegeben.

Fundgebiete	gr. Schädellänge	Hirnkapsel-breite	Jochbogen-weite	Int. orb. breite	obere Mol.-reihe	M¹-Breite
Mt. Lefo/Kamerun n = 3	353 (341—360)	156 (154—157)	174 (170—178)	51,0 (50—52)	57,0 (55—59)	19,2 (18,5—20)
Tiefland von Kamerun n = 8—12	337 (321—360)	147 (143—151)	168	48,7 (47—51)	52,2 (48—55)	19,3 (18—20)
Luluabourg/Zaire n = 14—17	344 (327—357)	144 (137—149)	169 (158—180)	48,9 (47—51)	52,2 (49—57)	19,8 (18—21)
NO-Zaire (s. Tabelle 1) n = 9—15	334 (322—348)	146 (140—154)	163 (158—169)	49,2 (47—52)	54,7 (52—58)	19,4 (19—20)
Irangi/Zaire n = 12—19	334 (322—344)	147 (140—157)	154 (153—155)	49,8 (48—53)	52,8 (49—56)	19,6 (18—21)
Parc Nat. Kahuzi-Biega/Zaire n = 10—12	334 (318—347)	147 (140—152)	164 (150—174)	49,1 (48—52)	52,6 (50—58)	19,3 (19—20)
Uinka/Ruanda n = 8—12	320 (306—332)	144 (141—148)	160 (150—168)	47,8 (47—49)	51,7 (51—53)	19,0 (18—20)
Imatong Mts./Sudan n = 11—16	338 (323—348)	147 (142—149)	161 (148—168)	50,6 (49—52)	54,2 (51—58)	19,1 (18—20)
West-Kenya n = 7—12	333 (324—344)	147 (140—150)	160 (158—167)	48,3 (45—50)	53,2 (50—57)	19,2 (18—20)
Äthiopien n = 1	351	154	—	—	58,0	—

mys mit Schädelbau und Ernährungsweise zu tun hat, wird weiter unten noch besprochen.

Schädelmerkmale

Tabelle 2 gibt eine Übersicht über Schädel- und Molarenmaße von Serien einzelner Fangorte bzw. Zusammenfassungen verschiedener geographisch benachbarter Fundorte.

Die Schädellängen stimmen proportional weitgehend mit den Kopfrumpflängen überein, und das im Abschnitt Körpermaße, besonders in bezug auf die geographische Abwandlung, gesagte gilt auch hier: relativ groß sind die Formen vom nordwestlichen Verbreitungsgebiet Kamerun (besonders vom dortigen Hochland), wie auch vom nordöstlichen Vorkommen der Gattung: Äthiopien und Südsudan. Groß sind auch die Stücke der Serien von Luluabourg. Die kleinsten *Colomys* kommen auch hier aus dem ruandesischen Gebirge, die Schädel der adulten Stücke sind immerhin mehr als 3 mm kürzer als die aus Äthiopien und dem Kameruner Hochland. Die anderen Schädelmaße entsprechen überwiegend proportional den Schädellängen. Die obere Molarenreihe aber ist auffallend lang bei der Form *denti* von Kenya und dem Südsudan und ziemlich kurz bei den sonst großen *Colomys* von Luluabourg. Und auch in der M^1-Breite scheint es gewisse Gesetzmäßigkeiten zu geben, so haben die sonst keineswegs großen Tiefland-*Colomys* die breitesten M^1 und die großen Hochlandstücke schmale M^1.

Aus den Charakterisierungen des Schädels und einzelner Teile (z. B. Thomas & Wroughton 1907; St. Leger 1930; Hatt 1940; Ellerman 1941 und Hayman 1966) seien nur einige hier angeführt; z.T. wurden bestimmte Merkmale auch am gesamten Material nachgeprüft.

Die Schädellänge ist der Körpergröße von *Colomys* entsprechend als normal zu bezeichnen. Durch die auffallend breite und gerundete Hirnkapsel wirkt der Schädel dagegen fast gedrungen und kurz, besonders bei Ansicht von oben, nicht dagegen von seitlich (Abb. 2). Zur extremen Langform des Schädels von *Malacomys* steht *Colomys* geradezu im Gegensatz. Daß die relativ große Hirnkapsel auch tatsächlich mehr Gehirn enthält, haben Stephan & Dieterlen (1982) nachgewiesen, ebenso wie die überproportionale Größe des Foramen magnum am Hinterhaupt.

Mit der Hirnkapselaufwölbung in Zusammenhang steht auch die am äthiopischen Stück festgestellte „interorbital depression". Hayman (1966) hat gezeigt, daß dieses Merkmal — sichtbar bei Lateralansicht — auch in anderen Gebieten auftreten kann. Systematisch und geographisch scheint es ohne Bedeutung zu sein. Ebenso ist es mit einem Merkmal, das sonst bei Muriden große systematische Bedeutung haben kann: der sog. Jochbogenplatte, die in ihrer Breite von erstaunlicher Variabilität ist. So hat Hayman Unterschiede von 0,25—0,31 mm nachgewiesen, und ich selbst fand bei den wenigen daraufhin untersuchten adulten Stücken aus dem Kivugebiet Differenzen von sogar 0,80 mm (0,20—0,28 mm). Die Breite der Jochbogenplatte schwankt also innerhalb von *Colomys goslingi* wenigstens um 1,1 mm.

Wenig oder garnicht variabel scheint dagegen die Zahl der Molaren-Alveolen zu sein. Ich stellte für die oberen Molaren fast stets drei Alveolen pro Zahn und für die des Unterkiefers stets zwei pro Zahn fest.

Weitere Schädelmerkmale, die Besonderheiten für *Colomys* darstellen könnten, wurden durchgeprüft und mit anderen Muridengattungen verglichen. Erwähnenswert sind davon zwei relativ große Gefäßdurchtritte direkt am Seitenrand der Frontalia (Abb. 2, Lateralansicht). Des weiteren ein dorsal zwischen den oberen Incisiven herausquellender größerer Knochenwulst — Fortsätze der beiden Praemaxillaria —, der bei allen *Colomys* mehr oder weniger stark vorhanden ist (Abb. 2, unteres Bild). Keiner der 12 anderen Muridengattungen (*Malacomys*, *Aethomys*, *Acomys*, *Thamnomys*, *Mastomys*, *Arvicanthis*, *Lophuromys*, *Oenomys*, *Hybomys*, *Bandicota*, *Rattus* und *Hydromys*), die daraufhin untersucht wurden, fehlte dieses Gebilde, es war aber zumeist nur klein oder winzig vorhanden. Sehr stark ausgebildet ist es dagegen bei *Hydromys chrysogaster*, interessanterweise, wie *Colomys*, einer der wenigen am oder im Wasser jagenden Nager. Auch *Malacomys longipes* und die beiden *Lophuromys*-Arten *woosnami* und *flavopunctatus* wiesen diesen ,,Processus praemaxillaris interincisivus'' auf. Auffallenderweise sind diese beiden Gattungen neben *Hydromys* und *Colomys* die einzigen, die sich vorwiegend carni-/insektivor ernähren.

Eine weitere für *Colomys* typische Neubildung liegt ebenfalls in der Schnauzenregion. Es handelt sich um das im kaudalen Drittel verbreiterte Septum der im Foramen incisivum median aneinandergrenzenden Maxillaria. Thomas & Wroughton (1907) schreiben darüber in der Originalbeschreibung von *Colomys goslingi*: ,,Palatal foramina large and open but on the posterior third of the septum between them, there are a pair of horizontal bony expansions projecting laterally and partly closing the foramen below.'' Auch St. Leger (1930), Hatt (1940) und Ellerman (1941) erwähnen das verbreiterte Septum und seine Variabilität. Ich habe Form und Größe des Septum an mehr als 80 *Colomys*-Schädeln aus dem ganzen Verbreitungsgebiet geprüft und eine sehr starke Veränderlichkeit feststellen können. Diese tritt auch auf kleinstem geographischen Raum, d. h. innerhalb von Populationen auf, wie Abb. 3 zeigt.

Über die Bedeutung der für *Colomys* typischen Sonderbildungen in der knöchernen Schnauzenregion (des Prämaxillarfortsatzes zwischen den Incisiven und der Verbreiterung des Septums am Foramen incisivum) können nur Vermutungen angestellt werden. Ich nehme an, daß sie mit der Entwicklung der Schnauzenregion, besonders der Oberlippe zu einem hochsensiblen Tastsinnesorgan, das vornehmlich im Dienst des Nahrungserwerbs steht (Dieterlen & Statzner 1981), zusammenhängen. So dient der Prämaxillarfortsatz vermut-

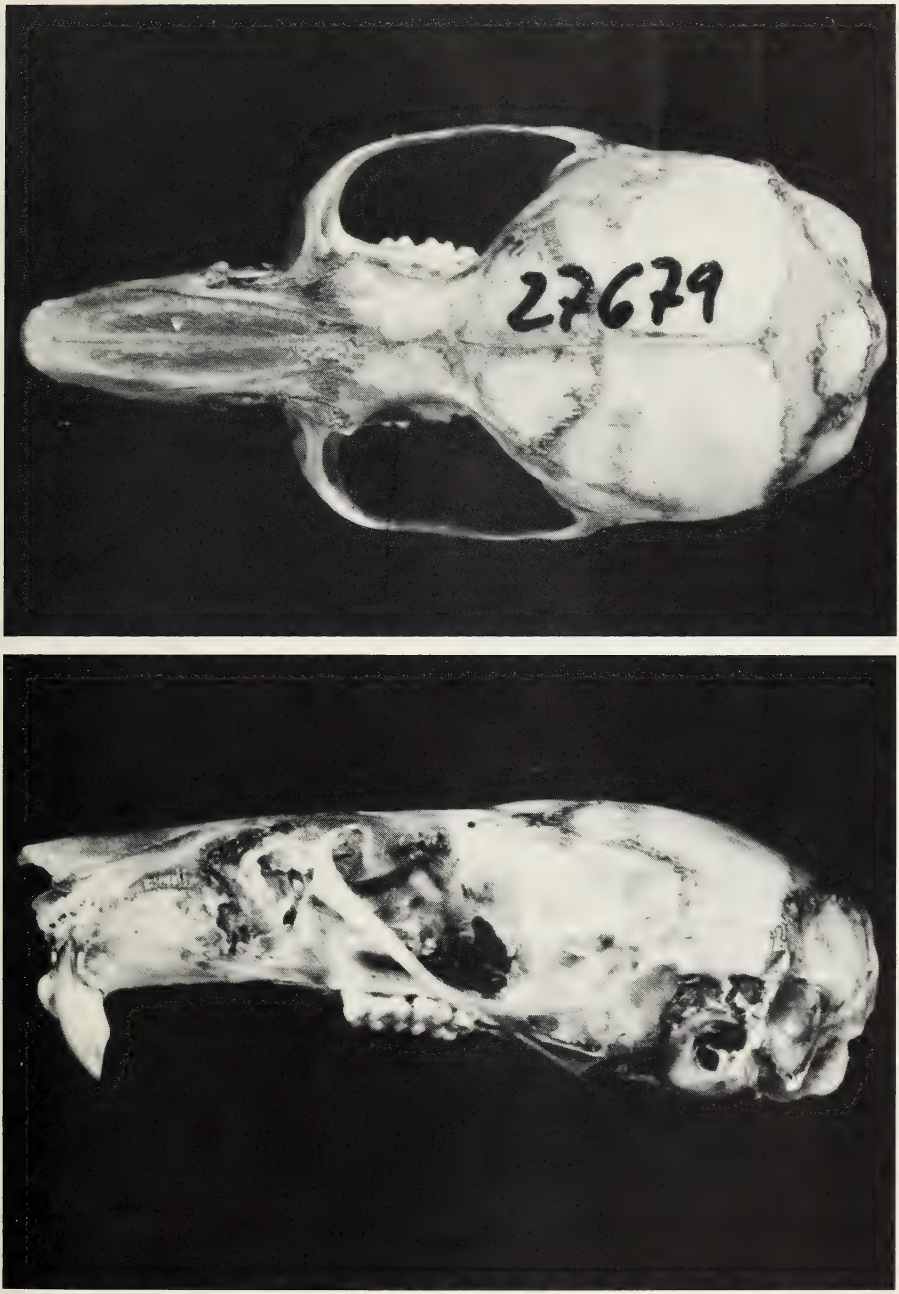


Abb. 2: Schädel von *Colomys goslingi*. Man beachte die breite, voluminöse Hirnkapsel (Dorsalansicht) und den Processus praemaxillaris interincisivus (Lateralansicht).

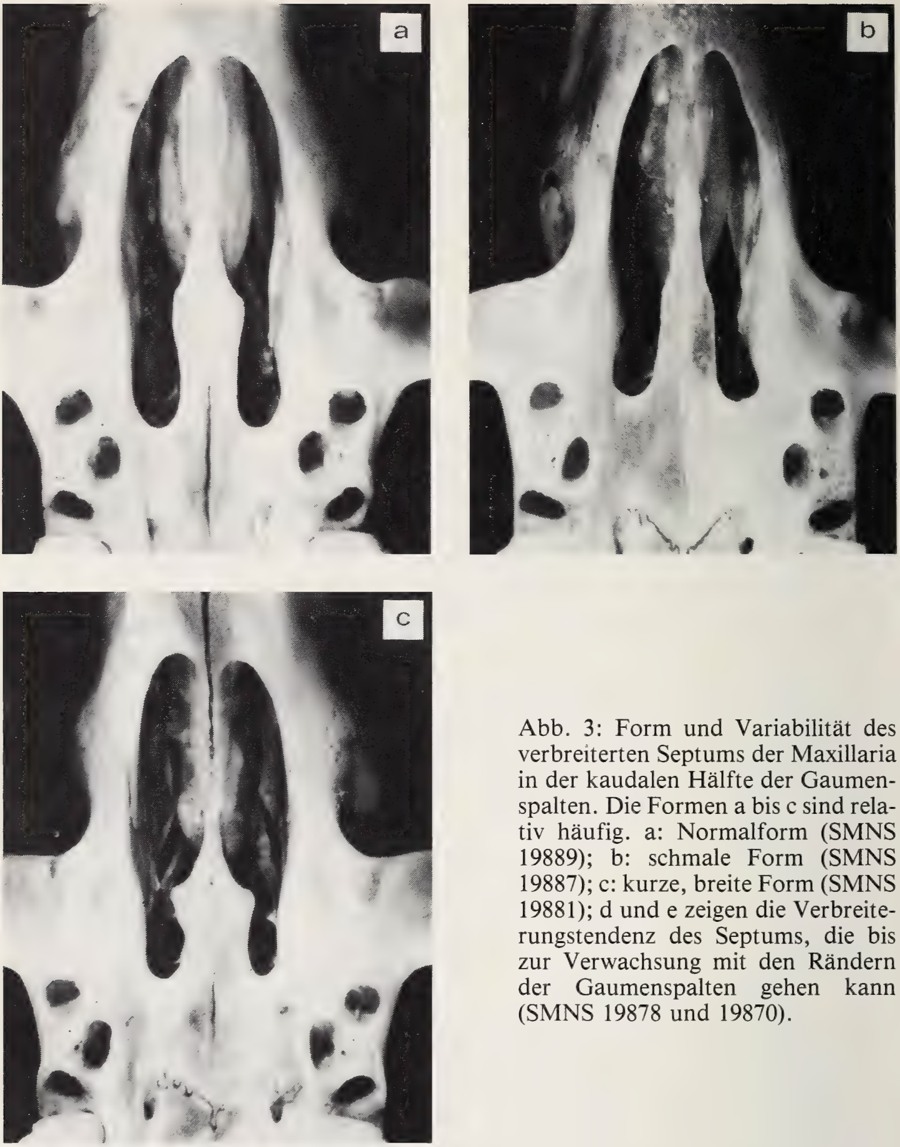
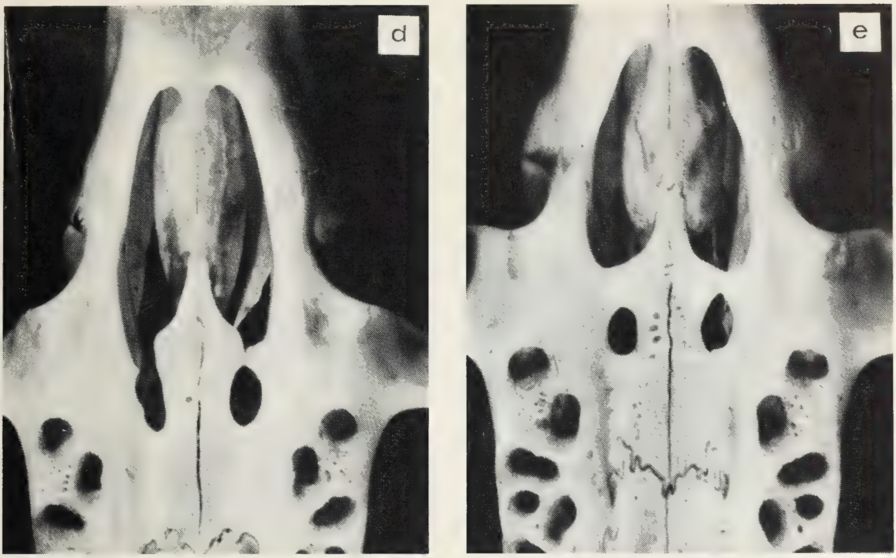


Abb. 3: Form und Variabilität des verbreiterten Septums der Maxillaria in der kaudalen Hälfte der Gaumenspalten. Die Formen a bis c sind relativ häufig. a: Normalform (SMNS 19889); b: schmale Form (SMNS 19887); c: kurze, breite Form (SMNS 19881); d und e zeigen die Verbreiterungstendenz des Septums, die bis zur Verwachsung mit den Rändern der Gaumenspalten gehen kann (SMNS 19878 und 19870).

lich als Muskelinsertionsstelle für die komplizierten Bewegungen der dicken mit Tasthaaren übersäten Oberlippe. Unklar ist auch die Funktion des knöchernen Hohlkörpers, der im vorderen Teil des Foramen incisivum etwas in der Tiefe befestigt liegt. Viele oder alle Myomorpha scheinen ihn zu besitzen. Daß das Jacobson'sche Organ damit zu tun haben könnte und an dessen



Funktion gerade bei *Colomys* gedacht werden muß, sei hier immerhin erwähnt.

Zahnmerkmale

Nach Ellerman (1941) und Misonne (1969) sind folgende die besonderen Zahnmerkmale von *Colomys*: Die relativ spitzen und aufrechtstehenden Höcker der Molaren, besonders des M^1 und M^2, wodurch *Colomys* an *Lophuromys* und *Zelotomys* erinnert — beides ebenfalls insektivore Gattungen. Ferner ist die Breite der Molaren und der reduzierte Status von M^3 bemerkenswert.

Charakteristisch an den Höckern der oberen Molaren ist am M^1 die nach hinten gezogene Stellung des t4, ferner Lage, Größe und Ausladung von t6 und t9. Am M^2 ist der kleine bis sehr kleine t3 zu erwähnen (Abb. 4).

Die Variabilität der oberen Molaren ist bei *Colomys* relativ gering, besonders bei M^1 und M^2. Selten sind am M^1 kleine akzessorische Höcker zwischen t5 und t6 oder zwischen t1 und t4 zu erkennen und am M^2 zwischen t1 und t4. Die Höcker selbst sind am M^1 und M^2 kaum variabel. Der kleine M^3 als ganzes ist aber relativ stark veränderlich. So kann der an sich große t1 von ,,sehr groß'' bis ,,mäßig groß'' schwanken, und die Anzahl der übrigen Höcker des M^3 bzw. ihre Aufteilung in kleinere Höcker kann variieren (z. B. SMNS 27686).

Stark veränderlich ist auch die (vorspringende) vordere Wurzel des M^1. Innerhalb einer Population wurden dadurch bei adulten Tieren Schwankungsbreiten in der OMR von 0,7 mm gefunden — von 5,1 bis 5,8 mm.

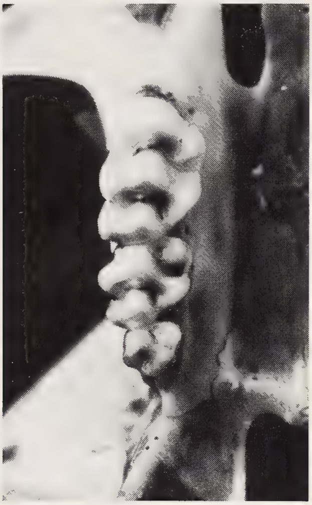


Abb. 4: Rechte obere Molarenreihe von *Colomys goslingi* (SMNS 15015).

Revision der Unterarten

Nach Durchprüfung aller wesentlichen bis jetzt bekannten morphologischen Merkmale von *Colomys goslingi* ergibt sich die Frage, ob diese Ergebnisse mit der bestehenden Unterarteneinteilung in Einklang zu bringen sind, Unterarten, die ja noch bei Existenz nur weniger Museumstücke von *Colomys* geschaffen wurden. Nach Sichtung besonders der Färbungsmerkmale, einiger Körpermaße und der Schädelmaße ist es in der Tat möglich, von schwach ausgebildeten Unterarten zu sprechen und zunächst sämtliche aus dem Zaire, Angola und Uganda stammenden Stücke der Nominatform *goslingi* zuzuordnen. *plumbeus* aus Äthiopien mit nur einem, aber doch sehr großen und dunklen Exemplar, kann als Unterart ebenfalls bestehen bleiben. Auch die Stücke aus Kenya haben besondere Merkmale, sind aber im Durchschnitt dunkler als der Typus von *denti* und daher viel typischer als dieser selbst; trotzdem können sie mit Recht alle als *„denti"* angesehen werden, und die Stücke aus dem Südsudan kann man ebenfalls zu *denti* stellen. Für ganz Kamerun, mit Ausnahme des Mt.-Lefo-Gebirges, kann schließlich die Unterart *bicolor* bestehen bleiben.

Die drei Stücke vom Mt. Lefo in Westkamerun dagegen unterscheiden sich in den Körper- und Schädelmaßen und auch in der Färbung vom *bicolor*-Material aus dem Kameruner Tiefland so sehr, daß sie einer anderen Unterart zuzuordnen sind:

Colomys goslingi eisentrauti subsp. nov.

Typus: Fundort Bafut-Ngemba-Reservat am Mt. Lefo, südöstlich von Bamenda/Westkamerun, 1800—1900 m über NN, Bachufer im Montanwald. ♂ adult. leg. W. Böhme und W. Hartwig am 6. 3. 1974, Sammelnr. 88. Aufbewahrungsort und Katalognummer: ZFMK, Bonn 74,366.

Paratypoide: ZFMK, Bonn 74,365 (♀) und SMNS 32300 (♂), beide gleicher Fundort wie Typus, 6. und 8.3.1974.

Die Gegenüberstellung in Tabelle 3 zeigt einen beträchtlichen Größenunterschied, besonders auffallend in der Schwanzlänge, der Schädellänge und der OMR-Länge. *C. g. eisentrauti* ist neben *plumbeus* von Äthiopien mit Abstand die größte Form von *Colomys* (vgl. Tab. 1 und 2). Auf die starken Färbungsunterschiede zwischen dem oberseits sehr düsteren *eisentrauti* und dem relativ hellen stumpfrötlichen *bicolor* wurde schon im Abschnitt über die geographischen Abwandlungen der Färbung hingewiesen, allein die Stücke von Metet aus dem Kameruner Tiefland machen eine Ausnahme, da sie in der Oberseitenfärbung unterschiedslos in die *eisentrauti*-Serie passen würden. An der Unterseite unterscheiden sich alle *eisentrauti* von allen *bicolor* durch den Grauschimmer im Weiß des Haarkleides der Flanken, Ober- und Unterschenkel von *eisentrauti*. Die Graufärbung der Haarbasen bedingt diese Tönung. Ebenso ist bei *eisentrauti* der Rand der Unterlippe auf 1—2 mm Breite dunkel behaart, besonders schön bei ZFMK 74, 365. Sowohl bei *bicolor* als auch bei den anderen *Colomys*-Formen gibt es dieses Merkmal nicht. Schließlich ist der für die Gattung typische helle Fleck an der Ohrbasis bei *eisentrauti* nur sehr schwach ausgebildet und kaum sichtbar.

Das Septum am Foramen incisivum ist bei allen drei *eisentrauti* gleichartig schwach entwickelt. Auch beim *bicolor*-Material ist dieses Merkmal wenig ausgebildet.

Eine weitere unterschiedliche Form ergibt sich beim Vergleich des Materials von Ruanda mit dem der westlich und östlich davon gelegenen Gebiete:

Colomys goslingi ruandensis subsp. nov.

Typus: Fundort Uinka im Ruggege-Waldgebiet in Westruanda, ca. 2300 m über NN, Bachufer im Montanwald. ♂ alt-adult. leg. F. Dieterlen am 21. 8. 1964, Sammlernr. D 3450. Aufbewahrungsort und Katalognummer: ZFMK, Bonn 68,548.

Paratypoide: SMNS 15017—15022; ZFMK 68,549—68,551; ZMZ 14207, 14209, 14210, 14211, 14214.

Tabelle 4 zeigt, daß sich *ruandensis* in den wichtigsten Körper- und Schädelmaßen von den anderen Unterarten stark unterscheidet; *ruandensis* ist die kleinste Form der Gattung. In der Färbung entspricht sie den relativ dunklen *goslingi* aus der Montanregion im Ost-Zaire. *denti* ist noch dunkler. Größenunterschiede und isoliertes Verbreitungsgebiet sprechen für eine eigene geographische Form. Das Vorkommen von *ruandensis* dürfte heute auf die stark

Tabelle 3: Körper- und Schädelmaße der 3 Exemplare von *Colomys goslingi eisentrauti* vom Mt. Lefo im Vergleich mit den Werten des *bicolor*-Materials vom Tiefland Kameruns (1 von Bitye — Typus, 1 von Ebolowa, 2 von Yaoundé, 3 von Metet, 4 von Yokadouma, 2 von Moloundou). Extremwerte siehe Tab. 1 und 2.

	Körpermaße (mm)				Schädelmaße (${}^{1}/_{10}$ mm)					
	KRL	SL	HFL	OL	gr. Lg.	Hk.Br.	Io.Br.	Jochb.	OMR	M^{1}Br.
Kat. Nr.										
ZFMK 74,365 ♀	128	182	40	19	341	157	51	170	56	18,5
ZFMK 74,366 ♂	136	186	38,5	19	360	154	50	173	55	19
SMNS 32300 ♂	137	189	40	20	360	156	52	178	59	20
Mittelwerte von *eisentrauti*	134	186	39,5	19,7	353	156	51	174	57	19,2
Mittelwerte von *bicolor*	130	157	38,3	19,4	337	147	48,7	168	52,2	19,3

Tabelle 4: Körper- und Schädelmaße der Form *ruandensis* vom Montangebiet in Ruanda im Vergleich mit der Werten des *goslingi*-Materials der Montanregion im Ost-Zaire und *denti* aus dem Hochland von Kenya. Weitere Daten und Extremwerte siehe Tab. 1 und 2.

Unterart, Gebiet	Körpermaße (mm)				Gewicht (g)	Schädelmaße (${}^{1}/_{10}$ mm)				
	KRL	SL	HFL	OL		gr. Lg.	Hk.Br.	Io.Br.	OMR	M^{1}Br.
C. g. ruandensis Uinka/Ruanda	115	140	36,0	17,6	54	320	144	47,8	51,7	19,0
C. g. goslingi PNKB/Ostzaire	121	160	37,7	19,3	56	334	147	49,1	52,6	19,3
C. g. denti	123	180	36,0	19,0	—	333	147	48,5	53,2	19,0

bedrohten letzten Bergwaldreste im Westen Ruandas und Burundis beschränkt sein. Daß *Colomys* in Ruanda vorkommt, war den Arbeiten von Elbl, Rahm & Mathys (1966) und Rahm (1966) zu entnehmen. Material aber war bisher nicht bekannt geworden.

Diese Revision hat also eine Bestätigung der vier bisher bekannten und die Ermittlung zweier neuer Unterarten gebracht. Das insgesamt geringe Material war wohl gerade so ergiebig, um bei Betrachtung und Berechnung der Maße und Merkmale diese geringen, aber doch meist eindeutigen Unterschiede sichtbar werden zu lassen.

Diese Entwicklung innerhalb der Art stimmt gut mit der Geschichte des afrikanischen Regenwaldes seit dem Pleistozän überein, in der die Ausdehnung des Waldes mehrfach geschwankt hat: starke Ausdehnung in den relativ kühlen Pluvialzeiten und starke Einschränkung in den warmen Interpluvialen auf sog. Regenwaldrefugien. Der Höhepunkt der letzten Zurückdrängung des Waldes lag vor ca. 10000 Jahren.

Im heutigen Verbreitungsgebiet von *Colomys* (Abb. 5) existierten damals 6 Refugien (vgl. Moreau 1966 und Kingdon 1971), deren Lage mit dem Entstehungs- bzw. Verbreitungsgebiet der 6 *Colomys goslingi*-Unterarten weitgehend übereinstimmt:

1. Montanwaldrefugium in West-Kamerun: *eisentrauti*
2. Kamerun-Gabun-Refugium (mit Süd-Kamerun und Nord-Gabun): *bicolor*.
3. Zentrales Refugium (nördlich und östlich des Kongoflußbogens mit Westbegrenzung am Ubangi und Ostbegrenzung am zentralafrikanischen Graben): *goslingi*. Nach Wiederausbreitung des Regenwaldes, die noch bis in die rezente Zeit anhielt, konnte *goslingi* sein Gebiet vor allem nach Süden ins wiederbewaldete Kongobecken ausdehnen und so das Kasaigebiet und eventuell sogar Nord-Zambia erreichen.
4. Montanwaldrefugium um den zentralafrikanischen Graben. Während sein westlicher Teil zum zentralen (Tiefland-)Refugium wohl die meiste Zeit Kontakt hatte — daher ist *goslingi* auch dort im Montangebiet zu finden — war der östliche Teil, östlich des zentralafrikanischen Grabens (SW-Uganda, Ruanda, Burundi), wohl länger isoliert: *ruandensis*.
5. Montanwald Ostafrikas — Gebirgswaldgebiete von Süd-Tanzania bis in den Süd-Sudan. Nach dem heutigen Wissensstand hat sich *Colomys* dort nur in West-Kenya, am Mt. Elgon und in den Imatong Mts. halten können: *denti*.
6. Hochland Äthiopiens. Dieses heute vom feuchten Ost- und Zentralafrika stark isolierte Gebiet hatte in Pluvialzeiten mit maximaler Waldausdehnung vermutlich Kontakt nach dort und ist von dort auch wohl besiedelt worden, so auch von *Colomys goslingi*, der eine deutlich ausgeprägte Form gebildet hat: *plumbeus*.

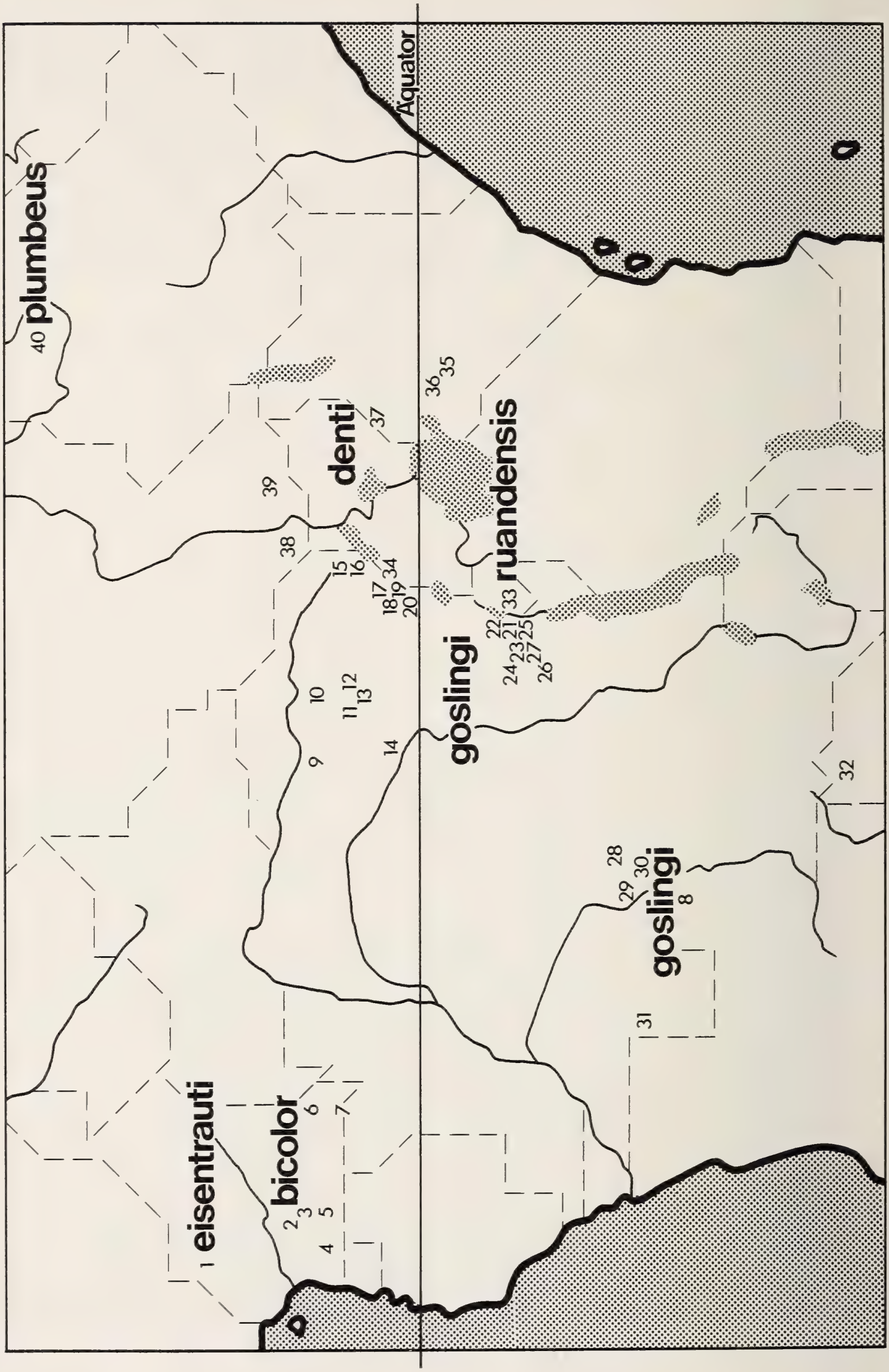

Äquator
40 plumbeus
denti
37
39
38
36
35
ruandensis
15
16
34
17
18
19
20
33
22
21
23
25
24
27
26
goslingi
10
12
11
13
9
14
32
28
30
29
8
goslingi
31
eisentrauti
1
bicolor
2
3
5
4
6
7

Abb. 5 (nebenstehend): Verbreitungskarte mit den Fundorten (1—40) von *Colomys goslingi* und seiner Unterarten: 1 *eisentrauti*; 2—7 *bicolor*; 8—31, (34)(?) *goslingi*; 32?; 33 *ruandensis;* 35—39 *denti;* 40 *plumbeus*.

Liste der Fundorte:

Nr.	Land und Fundort	Koordinaten	Meereshöhe
	Kamerun		
1	Bafut-Ngemba-Reservat, Mt. Lefo	ca. 05°55’N/10°15’E	ca. 1850 m
2	Yaoundé	03°50’N/11°31’E	650 m
3	Metet	03°23’N/11°43’E	
4	Ebolowa — Tehangue	ca. 02°53’N/11°13’E	660 m
5	Bitye	03°01’N/12°22’E	640 m
6	Yokadouma	03°31’N/15°03’E	530 m
7	Moloundou	02°03’N/15°15’E	
	Angola		
8	Riv. Luachimo bei Dundo	ca. 07°24’S/20°50’E	
	Zaire		
9	Gambi	03°28’N/24°31’E	
10	Poko	03°05’N/26°50’E	800 m
11	Niapu	02°21’N/26°28’E	800 m
12	Medje	02°22’N/27°14’E	800 m
13	Gamangui	02°10’N/27°15’E	
14	Riv. Amandjene (Stanleyville)	ca. 00°33’N/25°14’E	
15	Djugu	01°56’N/30°30’E	1650 m
16	Blukwa	01°44’N/30°40’E	1750 m
17	Mboga	01°01’N/29°58’E	1400 m
18	Riv. Nzilube (nördl.v.Mwenda)	00°24’N/29°44’E	1100 m
19	Mutsora / Talya	00°20’N/29°43’E	
20	Butembo	00°08’N/29°17’E	1800 m
21	Lwiro (I.R.S.A.C.)	02°12’S/28°48’E	1700 m
22	Bushushu, Kabira, Buhobera, Nyambasha	zw. 02°01’ u. 02°07’S zw. 28°53’ u. 28°55’E	
23	Parc National du Kahuzi-Biega (PNKB) mit den Fangorten Kabuli, Kahuzi, Mukaba, Tshibati und Lemera — die beiden letzteren knapp außerhalb der Parkgrenze	zw. 02°04’ u. 02°31’S zw. 28°37’ u. 28°48’E	1900 m 2450 m
24	Irangi	01°54’S/28°27’E	850 m
25	Bukavu	02°30’S/28°50’E	1470 m
26	Kamituga	03°01’S/28°06’E	900 m
27	Kasika	02°56’S/28°32’E	1000 m
28	Inkongo	04°55’S/23°15’E	
29	Luebo	05°20’S/21°33’E	
30	Luluabourg	05°53’S/22°26’E	
31	Kasanga, Lunda Port (Kwango)	06°30’S/16°55’E	

(Fortsetzung umseitig)

Liste der Fundorte (Fortsetzung):

Nr.	Land und Fundort	Koordinaten	Meereshöhe
	Zambia		
32	Mundwiji Plain	11°44'S/24°43'E	1400 m
	Ruanda		
33	Uinka (Ruggege)	02°28'S/29°12'E	2300—2400 m
	Uganda		
34	Bwamba Forest (mit Ntaudi und Bundemusumba)	00°48'N/30°06'E	
	Kenya		
35	Kericho	00°24'S/35°58'E	
36	Elburgon	00°20'S/35°48'E	2450 m
—	North Nandi Forest	00°15'N/35°00'E	1980 m
37	Kiptogot Forest Station (Mt. Elgon)	ca. 01°10'N/34°43'E	2650 m
	Sudan		
38	Iwatoka, südl. Yei	03°45'N/30°47'E	ca. 1200 m
39	Imatong Mts. mit den Fundorten Talanga Forest, Katire und Gilo	zw. 04°00' u. 04°22'N zw. 32°44' u. 32°50'E	950—1900 m
	Äthiopien		
40	Little Abbai River, zwischen Sakalla und Njabarra, Goijam	ca. 11°N/37°15'E	ca. 2600 m

Die relativ geringe Ausbildung der Unterarten scheint zu zeigen, daß die Refugialzeiten nicht sehr lange gedauert haben. Natürliche Verbreitungsgrenzen wie der Kongo- und der Ubangifluß als Trennungslinien zwischen *bicolor* und *goslingi*, die Savannen- und Wüstengürtel zwischen *goslingi* und *denti* einerseits und *plumbeus* andererseits, sowie anthropogene Faktoren wie die Entwaldung — zwischen *bicolor* und *eisentrauti* sowie *goslingi* und *ruandensis* — werden in Zukunft weiter bestehen bleiben.

Verbreitung

Die Karte in Abb. 5 und die zugehörige Fundortliste zeigen sämtliche bis jetzt bekannt gewordenen Fundorte von *Colomys goslingi*. Die Art ist allgemein auf den zentralafrikanischen Waldblock und seine Ausläufer beschränkt. Der Schwerpunkt an Nachweisen liegt im Ost- und Nordost-Zaire. Grenzfundorte liegen nach Westen in West-Kamerun, nach Süden in Nord-Angola (Sanborn 1952) und Nord-Zambia (Ansell 1965; 1978). Riesige Nachweislücken gibt es im Westteil des vermutlichen Vorkommens; so ist *Colomys*

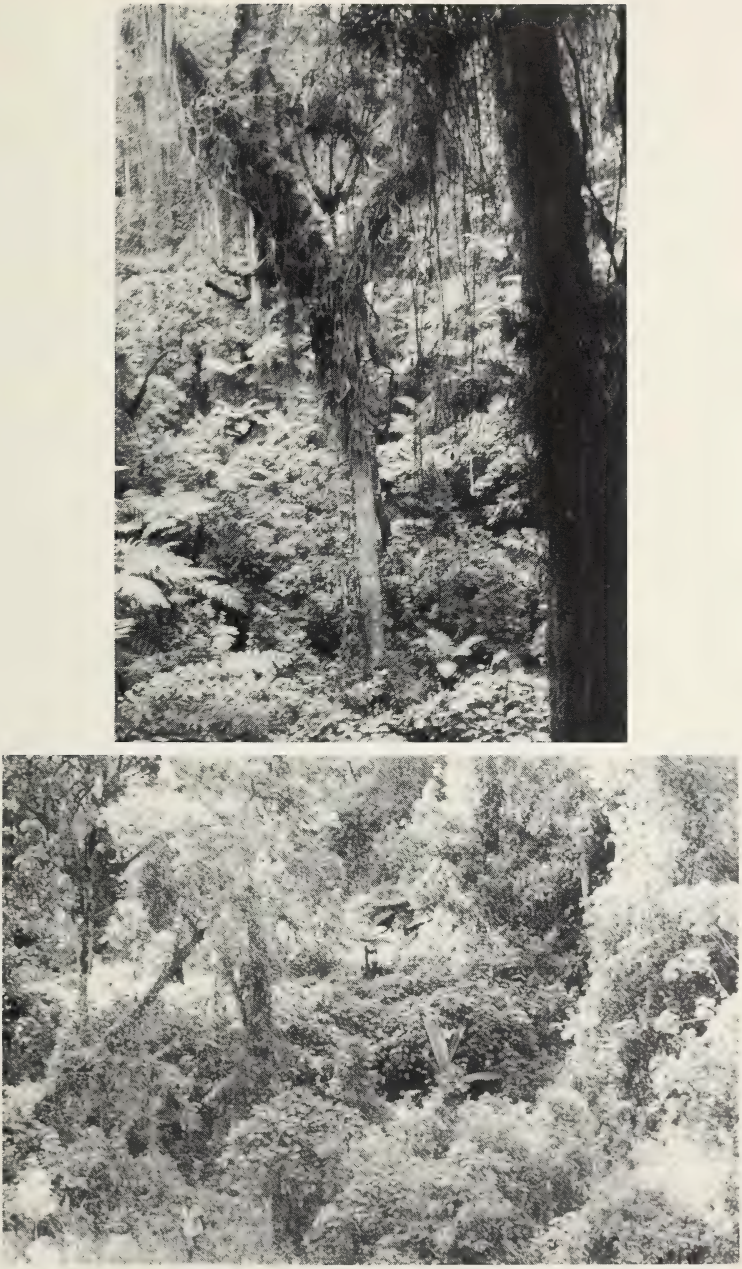


Abb. 6: Fanggebiete von *Colomys*, (oben) in lichtem Primär-Montanwald bei Uinka/Ruanda, (unten) in Randgebiet von montanem Sekundärwald bei Lemera, Parc National de Kahuzi-Biega/Zaire.

für den West-Zaire und die VR Congo noch nicht nachgewiesen. Entgegen der Feststellung von Misonne (1971) ist mir auch kein Fundort aus Gabun und der Zentralafrikanischen Republik bekannt geworden (vgl. auch Petter & Genest 1970).

In Ostafrika gibt es kleine Verbreitungsinseln im Bereich des Mt. Elgon und des Mau-Hochlandes. Daß *Colomys* am Mt. Kenya und in den Aberdares vorkommen soll (Misonne 1971), beruht auf einem Irrtum. Der Nachweis für den Süd-Sudan ist neu (Dieterlen & Rupp 1979). Aus Äthiopien ist ein einziger Fundort südlich des Tanasees bekannt (Osgood 1928a).

Ob die Verbreitung innerhalb des Waldblocks zusammenhängend ist, ist sehr fraglich. Als ausgesprochen insulär sind die Vorkommen in Nord-Zambia, Ostafrika und Äthiopien zu bezeichnen.

Ökologische Daten

Lebensraum

Die meisten Fundgebiete befinden oder befanden sich in Waldregionen und der unmittelbare Fangplatz meist innerhalb des Waldes selbst, wobei zunächst unwichtig ist, um welche Art von Wald (Tieflandsregenwald, Bergwald, primäre oder sekundäre Bestände) es sich handelt. Hayman (1966) machte schon darauf aufmerksam, daß es auch Fundorte außerhalb des Waldes gibt, z. B. in der Savannenlandschaft bei Blukwa, westlich des Albertsees (Misonne 1963). Weiter südlich bei Mboga hat Hayman selbst drei *Colomys* an einem Fluß in offener Graslandschaft viele Meilen östlich des Regenwaldrandes gefangen. Rahm & Christiaensen (1963) haben ein Exemplar am Ufer des Kivusees erbeutet (Flußmündung), ebenfalls mehrere km außerhalb des Bergwaldrandes. Und schließlich wurde das äthiopische Stück an einem Fluß ebenfalls in offengrasiger Hügellandschaft gefangen (Osgood 1928b).

Das von mir im Ost-Zaire und in Ruanda gesammelte Material stammt aus den folgenden Waldtypen: Tieflandsregenwald (850 m) 13 Exemplare, die sämtlich aus Primärwaldstücken kamen. Montanwald (1900—2500 m) 27 Exemplare, von denen 24 aus reinen Primärbeständen oder aus Mischgebieten von Primär- und Sekundärwald stammten. Die restlichen drei *Colomys* wurden in Sekundärwald, in Bambuswald mit Bäumen als Galerie an Wasserläufen und am Rande eines Sumpfes erbeutet. Daß die Art im Ost-Zaire auch im sog. Forêt de transition (ca. 1200—1800 m) vorkommt, ist sicher.

Ähnliche Angaben existieren auch für das von Rupp und Nikolaus gesammelte Material aus dem Süd-Sudan (Dieterlen & Rupp 1979). In den Imatong Mts. wurden die meisten Tiere an Wasserläufen im Bereich der Lower Montane Zone (1800 m) gefangen. Nach unten zu scheint die Art seltener zu werden. Sehr interessant ist der Nachweis aus den Resten von Tieflandsregenwald im Bereich des River Yei, von H. Rupp (schriftl.) als dichtes Netz von Galerie- und Sumpfwäldern beschrieben.

Die Fangbiotope für *Colomys* näher zu charakterisieren, wie es für den Ost-Zaire sehr wohl möglich wäre, ist nicht notwendig. Als zweites neben dem Lebensraum Wald nicht weniger wichtiges Biotopmerkmal müssen aber Wasserläufe genannt werden. Fast alle von mir gemachten Fänge fanden in unmittelbarer Nähe des Wassers statt. Obgleich wir unsere Fallenlinien in allen möglichen Biotopen der von uns untersuchten Waldgebiete stehen hatten (vgl. Dieterlen 1978), ist mir kein Fang eines *Colomys* bekannt, der weiter als 5 m von einem Bachlauf entfernt gemacht worden wäre. Ähnliches und aus allen Verbreitungsgebieten berichten andere z.T. schon genannte Autoren oder Fänger, ferner z. B. Callewaert für die vielen Fänge bei Luluabourg (Hatt 1940), Kingdon (1974), Eisentraut (1975), Rupp und Nikolaus (mündl.). Unter Wasserläufen sind in erster Linie Bäche aller Art und Breite zu verstehen, versumpfte Rinnsale mitten im schattigen Wald oder eine Quelle mit dichtem krautigen Bewuchs auf einer Lichtung oder ein 50 cm breiter fast ebener Bachlauf oder der in Kaskaden über Felsen schäumende Gebirgsbach mit schnellen Gefällstrecken und stillen Seitenbuchten. Überall dort ist es möglich, *Colomys* anzutreffen, wenn auch meist in sehr geringer Anzahl.

An Flußläufen scheint die Art seltener zu sein, doch fehlen dazu noch Erfahrungen. Sümpfe, bzw. deren Ränder werden bei den Fangorten seltener erwähnt (Misonne 1963). Ein einziges von mir gefangenes Exemplar fing sich am Rande eines Sumpfes (Mukaba im PNKB). Trotz seiner engen Bindung an die genannten Wasserbiotope macht *Colomys* aber völlig unerwartete Exkursionen, so in menschliche Behausungen in der Nähe von Wasserläufen, um dort auch an Vorräte zu gehen (Kingdon 1974, Nikolaus mündl.). *Colomys* richtet sich in der Biotopwahl nach den Möglichkeiten eines günstigen und ausreichenden Nahrungserwerbs (s. unten), und dafür sind Wasserläufe, die die Merkmale geradufrig, tief und schnellfließend ganz oder teilweise vereinigen, am wenigsten geeignet.

Ernährung

Der Ernährung von *Colomys* haben Dieterlen & Statzner (1981) eine eigene Untersuchung gewidmet. Zum besseren Verständnis der vorliegenden Arbeit sollen deren wichtigste Ergebnisse hier kurz genannt werden.

Colomys ist fast ausschließlich carnivor, wie Untersuchungen von 15 Mageninhalten ergaben. Den größten Anteil (ca. 85 %) stellten dabei im Wasser lebende Entwicklungsstadien von Insekten, besonders Trichopterenlarven; 12 % waren Invertebraten terrestrischen Ursprungs. Diese Nahrung wird vermutlich auf zweierlei Weise beschafft: durch passives Filtrieren vom Ufer aus wie durch aktives Sammeln, z. B. Ablösen von Trichopterenlarven vom Substrat unter Wasser — beides wahrscheinlich mit Hilfe der hochsensiblen Vibrissen. Die carnivore Ernährung konnte auch aus den Proportionen des Darmtraktes nachgewiesen werden. Beobachtungen im Labor machten deutlich, daß *Colomys* auch in der Lage ist, limnische Wirbeltiere wie Fische und Kaulquappen zu jagen. Während solcher Jagden konnte das beobachtete Tier seiner Beute folgen, ohne in direktem Kontakt mit ihr zu sein, weshalb man auch hier auf die Vibrissen als Instrument der Ortung der Beutetiere schließen muß. Diese dritte Art der Nahrungsbeschaffung zeigt *Colomys* als aktiven Jäger.

Die Art ernährt sich also fast ausschließlich aus dem Wasser. Auch die als terrestrisch eingestuften Wirbellosen dürften zu einem guten Teil von dort stammen, als in den Bach gefallene und abwärts treibende Individuen. Die Art der Ernährung erklärt also, weshalb *Colomys* nur in Bachbiotopen und in unmittelbarer Nähe der Fließgewässer angetroffen wurde. Daß es durchweg Bäche in tropischen Regenwäldern sind, erklärt sich wohl aus der jahreszeitlich relativ ausgeglichenen Produktivität dieser Gewässer. Sie beherbergen für einen derartig spezialisierten Vertebraten, der zudem solitär und in geringer Siedlungsdichte lebt, zu jeder Zeit ausreichende Nahrung. Das sich über den Fließgewässern schließende Blätterdach der Bäume und Kräuter der Ufervegetation spielt dabei nicht nur als Sichtschutz, sondern auch als Nahrungsreservoir eine Rolle, da ein Teil der auf diesen Pflanzen lebenden terrestrischen Tiere in die Drift der Bäche gelangt und *Colomys* als Nahrung dienen kann.

Daß es auch Ernährungsgründe sind, die *Colomys* das Vorkommen in großen Höhen erschweren, ist wahrscheinlich. Zumindest jahreszeitlich sind die Gewässer dort weniger ergiebig als in tieferen Lagen. Die höchstgelegenen Fundorte haben ähnliche Höhen: Kiptogot am Mt. Elgon/Kenya 2650 m, Abbai River in Äthiopien 2500 m, Elburgon/Kenya 2450 m, Hänge am Mt. Kahuzi/Zaire 2450 m. Tiefstgelene Fundorte sind bis jetzt Moloundou/Kamerun sowie Kasanga, Luebo, Luluabourg, Inkongo und Stanleyville (Kisangani)/Zaire — alle zwischen 300 und 500 m hoch gelegen. Doch ist ein Vorkommen von *Colomys* bis auf Meereshöhe durchaus wahrscheinlich.

Verhalten im Lebensraum

Colomys ist nacht-, möglicherweise auch dämmerungsaktiv, nicht jedoch tagaktiv, da kein Fang aus der Tagphase bekannt geworden ist. Auch die relativ großen Augen (Abb. 1) deuten auf Nachtaktivität hin. Ein zweieinhalb Jahre im Käfig gehaltenes Tier war ebenfalls nur nächtlich tätig, d. h. es kam erst bei völliger Dunkelheit aus seinem Bau. Auch bewies es im Versuch, daß es in total lichtloser Umgebung imstande ist, Beute zu machen, wie z. B. kleine Fische und Kaulquappen (Dieterlen & Statzner 1981). Einige Beobachtungen freilebender *Colomys* an einem Bach im Bwamba Forest/Uganda verdanken wir Kingdon (1974).

Wie schon angedeutet, fingen sich die meisten Tiere in unmittelbarer Nähe der Bäche. Lagen die toten Tiere mit der Falle ganz oder teilweise im Wasser, waren sie an den Körperöffnungen manchmal schon von Planarien angefressen. Mit etwas Glück kann man die breiten Hinterfußspuren von *Colomys* noch am Morgen im weichen Sand oder auf Schlammbänken identifizieren.

Wie schon von Dieterlen & Statzner (1981) ausgeführt, ist *Colomys* als Bachuferbewohner und Flachwasserjäger zu bezeichnen. Ins tiefe Wasser geht die Art wohl nur ungern. Schwimmvermögen und -technik sind als unspezialisiert zu bezeichnen. Daß *Colomys* Bäume erklettert, wie St. Leger (1930) schreibt, halte ich für unwahrscheinlich. Nichts von dem, was wir über Lebensweise, Verhalten und Körperbau wissen, deutet darauf hin.

Durch seine strenge Bindung an bestimmte Regenwaldgebiete und die dortigen Bachbiotope, in denen er stets eine geringe Siedlungsdichte hat, ist *Colomys* als selten zu bezeichnen. In Zahlen ausgedrückt mögen dies meine (natürlich sehr relativ zu bewertenden) Fangergebnisse aus dem Kivugebiet/Ost-Zaire zeigen. Von insgesamt in der montanen Naturlandschaft mit Schlagfallen gefangenen 5871 Kleinsäugern waren nur 30 Colomys (0,5 %). In reinen Primärwaldbeständen war der Anteil mit ca. 0,9 % etwas höher (24 aus 2740). Ähnliche Zahlen ergeben die Fänge aus den Tieflandwaldgebieten (Irangi) dieser Region. Weiteren Aufschluß möge das Beispiel einer Fangperiode in einer mit Primärwald bestandenen Bachschlucht geben. Zeit: 10.—21.6.1965. Ort: Nyabuhuga bei Lemera, ca. 2100—2200 m. Gesamtlänge der Fallenlinie ca. 600 m. Zahl der Fallen 170, von denen viele entlang des Baches gestellt waren. Fangergebnis: 288 Kleinnager und Spitzmäuse, die sich wie folgt verteilen: 90 *Malacomys longipes*, 62 *Praomys jacksoni*, 36 *Hybomys univittatus*, 27 *Lophuromys woosnami*, 19 *Lophuromys flavopunctatus*, 18 *Thamnomys venustus kempi*, 10 *Otomys denti*, 9 *Oenomys hypoxanthus*, 4 *Colomys goslingi*, 3 *Hylomyscus denniae*, 1 *Lophuromys rahmi*, 1 *Lophuromys medicaudatus*; 3 *Crocidura lanosa*, 2 *Crocidura flavescens*, 1 *Crocidura* spec. und 2 *Scutisorex somereni*. Die vier *Colomys* machen hier immerhin fast 1,5 % am Gesamtfang aus.

In anderen Bachschluchten der Kivu-Bergwälder konnten die *Colomys*-Fänge aber auch viel geringer ausfallen oder ganz ausbleiben. Die Siedlungsdichte scheint also sehr unterschiedlich zu sein. Man kann je 1 *Colomys* am Bach in Abständen von 100 m oder mehr fangen, Fänge mehrerer Tiere auf kurzen Abschnitten und in kurzen Zeiträumen sind jedoch auch möglich. Dafür einige Beispiele:

1. U. Goepel und ich fingen in einer 2300 m hoch gelegenen Bergwaldschlucht bei Uinka/Ruanda Anfang September 1964 (noch Trockenzeit) auf einem ca. 20 m langen Bachabschnitt zwei juvenile, etwa 4—6 Wochen alte *Colomys* und nur wenige Tage später etwa 30 m bachaufwärts je ein adultes ♂ und ♀ — vermutlich die (paarweise lebenden ?) Eltern der Jungen. Das ♀ war hochträchtig.

2. H. Rupp (schriftl.) fing 1978 in den Imatong Mts./Sudan an derselben Stelle innerhalb weniger Tage ebenfalls ein ♂ und ein ♀.

3. Wieder H. Rupp fing während fünf Monaten bei gelegentlichen Besuchen eines bestimmten Bachabschnitts im gleichen Gebiet 4 *Colomys*. Ähnliche Beobachtungen machte dort auch G. Nikolaus (mündl.).

Fortpflanzung

Wie Tabelle 5 zeigt, ist über die Fortpflanzung von *Colomys* sehr wenig bekannt. Die durchschnittliche Embryonen-, d. h. etwa gleich Jungenzahl pro Wurf errechnet sich aus diesen nur 11 bekannten Fällen auf 2,09, einen ungewöhnlich niedrigen Wert (vgl. auch Dieterlen 1967 und Rahm 1970).

Auch die Fortpflanzungsrate kann nicht besonders hoch sein, sonst hätten die angeführten Sammler, die die Art in größerer Anzahl fingen und stets den Fortpflanzungszustand notierten, häufiger trächtige ♀ feststellen müssen. Von den 14 adulten ♀ aus meinen Fängen waren 5 trächtig, 3 nichtträchtig aber säugend und 6 nicht fortpflanzungsaktiv.

Die Fortpflanzungsaktivität weiblicher *Colomys* beginnt erst bei ca. 50 g Körpergewicht. Niederstes Gewicht eines trächtigen ♀, bzw. eines ♀ mit Uterusnarben waren jeweils 52 g. Ein 46 g und ein 50 g schweres ♀ hatten noch dünne, nichtdurchblutete Uteri. Eine jahreszeitliche Häufung trächtiger ♀ läßt sich für das Kivugebiet bei der geringen Gesamtzahl allenfalls vermuten: im September und November (Anfang der Regenzeit) 4 Fänge fortpflanzungsaktiver ♀ und von Jungtieren.

Bei den meisten ♂ wurden die Hodengrößen gemessen. Bei den mehr als 50 g schweren Tieren schwankten sie von 8 bis 14 mm beträchtlich.

Die Sexualproportion scheint weitgehend ausgeglichen zu sein. So z. B. aufgrund meiner Notierungen im Kivugebiet 22♂:20♀, oder der von Rupp und Nikolaus in den Imatong Mts./Sudan 9♂:9♀. Beim nahezu gesamten von mir untersuchten bzw. bekannt gewordenen Material betrug das Verhältnis 99♂:101♀.

Tabelle 5: Beobachtungen zur Wurfgröße von *Colomys goslingi.*

Anzahl Embryonen:	?	1	2	3
Anzahl Beobachtungen:				
Rahm (Ost-Zaire)	—	1	3	1
Dieterlen (Ost-Zaire und Ruanda)	1	—	3	1
Hatt (1940) (Nordost-Zaire)	—	—	1	—
Rupp (Süd-Sudan)	—	—	1	—

Vergleiche mit anderen Gattungen — Verwandtschaft und Konvergenzen

Schon in der Originalbeschreibung von *Colomys* nehmen Thomas & Wroughton (1907) Stellung zur Position der Gattung: ,,This striking genus has clearly no real relationship to the other long-footed forms, *Malacomys* and *Deomys*, found in the same region. *Deomys* is a member of the Dendromyinae and *Malacomys* has an elongated skull, different in almost every detail from that of *Colomys*. We have therefore here a very interesting case of geographic isomorphism, three unrelated genera all showing the same elongated metatarsi.''

Ellerman (1941) hat sich zur systematischen Stellung von *Colomys* kaum geäußert. Beziehungen zu *Malacomys* nahm er offensichtlich nicht an, erwähnte aber die Ähnlichkeit der Molaren von *Colomys* und *Zelotomys*.

Ebenfalls aufgrund von Zahnmerkmalen stellte Misonne (1969) *Colomys* zusammen mit *Zelotomys* und *Lophuromys* in eine Verwandtschaftsgruppe, die er als evoluierten Abkömmling der primitiven *Parapodemus*-Gruppe ansieht. Weitere solcher Abkömmlinge, aber distanziert von der ersten Gruppe, sind nach Misonne die Gattungen *Malacomys*, *Acomys* und *Uranomys*.

Daß die mehr oder weniger insektivoren *Colomys*, *Zelotomys* und *Lophuromys* ähnlichen Molarenbau besitzen, kann ich nur bestätigen, und es ist wahrscheinlich, daß diese Ähnlichkeit Ausdruck näherer Verwandtschaft ist. Trotzdem soll die isolierte Stellung von *Colomys* hier schon betont werden.

In neuerer Zeit hat Kingdon (1971, 1974) enge Beziehungen zwischen *Colomys* und *Malacomys* vertreten, ohne auf die Ansichten der oben zitierten Taxonomen richtig Bezug zu nehmen. So beruft er sich (1974 p. 572) auf Misonne (1969) und stellt *Malacomys* zur *Lophuromys-Colomys-Zelotomys*-Gruppe Misonnes, obgleich dieser *Malacomys* aufgrund von Molarenmerkmalen eindeutig davon absondert (p. 104 und 106).

Es würde zu weit führen, auf die sehr großen Unterschiede zwischen *Colomys* und *Malacomys* in Schädel- und Zahnbau einzugehen (vgl. auch Thomas & Wroughton 1907), auf Merkmalsträger also, die sich allgemein von großem taxonomischem Wert erwiesen haben. Gemeinsam sind diesen Gattungen lediglich Merkmale wie die stark verlängerten Hinterfüße, Teile des Lebensraumes und eine scheinbar ähnliche Ernährung, ferner eine bemerkenswerte Gleichartigkeit in hoher Schädelkapazität und Foramen magnum-Größe (Stephan & Dieterlen 1982) — ein Faktum, das nur durch Verhaltensbeobachtungen an *Malacomys* interpretiert werden könnte.

Trotz Kenntnis der großen morphologischen Unterschiede läßt Kingdon *Colomys* und *Malacomys* in einem hypothetischen Diagramm aus einem gemeinsamen Vorfahren hervorgehen und die beiden Gattungen sich immer mehr in Arten und Unterarten aufspalten, als Folge wiederholter pleistozäner Klimawechsel, kombiniert mit Phasen von Regenwaldausdehnung in feuchtkühlen und -einschränkung in trockenheißen Perioden. Unter dem Konkurrenzdruck dieser im gleichen Biotop vorkommenden Formen sei dann *Colomys* bzw. sein Vorfahr immer mehr ,,ins Wasser abgedrängt'' worden, während *Malacomys* die angestammte Nische behalten hätte.

Die Einpassung in verschiedene Nischen funktioniert offenbar sehr gut, wie viele meiner Beobachtungen in Lebensräumen ergaben, wo beide Gattungen vorkommen.

Ich nehme an, daß *Colomys* und *Malacomys* aus verschiedenen, nicht nahe verwandten Zweigen entstanden sind und sich Lebensraum und Existenz durch mikrobiotopische Sonderung bzw. unterschiedliche Ernährung sichern können. Eine Arbeit über Ökologie und Verhalten von *Malacomys longipes* ist in Vorbereitung. Ähnlichkeiten beider Gattungen beruhen teilweise auf konvergenter Entwicklung — ein Umstand, auf den ja schon Thomas & Wroughton (1907) hingewiesen haben.

Auf die Tatsache, daß *Colomys* ans Wasserleben relativ gering angepaßt ist, was wiederum die These stützt, daß er ein passiver Filtrierer und Flachwasser-Beutejäger ist, wurde schon bezug genommen (Dieterlen & Statzner 1981). Eine starke morphologische Spezialisierung für aquatile Lebensweise, besonders auf rasche Fortbewegung im Wasser in Verbindung mit räuberisch-carnivorer Ernährungsweise, ist bei Nagetieren bis jetzt nur selten festgestellt worden. Ausgehend vom interessanten Fall des *Rheomys underwoodi* haben Starrett & Fisler (1970) darüber eine Zusammenstellung gemacht. *Rheomys* gehört zusammen mit den ebenfalls tropisch-neuweltlichen Gattungen *Ichthyomys*, *Anotomys*, *Daptomys* und *Neustictomys* zur sog. *Ichthyomys*-Gruppe der durchweg neuweltlichen Hesperomyinae (Cricetidae). Die *Ichthyomys*-Gruppe besitzt in Morphologie und Ernährung mehr oder weniger deutliche Beziehungen zum Leben im Wasser. Hayman (1966) weist auf die konvergente Ähnlichkeit des Schädels, besonders seiner Aufwölbung von *Colomys* und *Ichthyomys* hin.

In den Mägen von *Rheomys underwoodi* wurden eine Fülle von Larven wasserlebender Insekten, Reste von anderen Wirbellosen und von Fischen gefunden (vgl. Hooper 1968, Stirton 1944). Zu einer weiteren Nagergruppe, den Hydromyinae (Muridae), den Schwimmratten, gehören räuberisch im oder am Wasser lebende Arten der Gattungen *Crossomys*, *Xeromys* und *Hydromys*, alle neuguineisch-australisch verbreitet. Auch sie sind im Körperbau mehr oder weniger stark dem Wasserleben angepaßt. Über ihre Biologie ist wenig bekannt.

Danksagungen

Meine Arbeiten an afrikanischen Nagetieren wurden von der Fritz-Thyssen-Stiftung, dem Deutschen Akademischen Austauschdienst und der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt. Unterkunft und Arbeitserlaubnis gewährten mir das Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale (I.R.S.A.C.) in Lwiro/Zaire, die Verwaltung des Parc National du Kahuzi-Biega in Bukavu/Zaire und das Institut National de Recherche Scientifique (I.N.R.S.) in Butare/Ruanda. Ich bedanke mich bei all den genannten Institutionen.

Für vielerlei Mitteilungen über *Colomys goslingi* schulde ich meinen Freunden Hans Rupp (†) und Gerhard Nikolaus herzlichen Dank. Ebenso danke ich für bereitwillige Hilfe beim Besuch in den Sammlungen bzw. für das Ausleihen des kostbaren Materials: Renate Angermann (Museum für Naturkunde Berlin); I. Bishop (British Museum of Natural History, London); C. Claude (Zoologisches Museum Zürich); R. Hutterer (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn); R.I. Izor (Field Museum of Natural History, Chicago); J.A.W. Kirsch (Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass.); K.F. Koopman (American Museum of Natural History, New York); X. Misonne (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles); D.R. Patten (Natural History Museum of Los Angeles County); F. Petter (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris); U. Rahm (Naturhistorisches Museum Basel); B.B. Robbins und H.W. Setzer (United States National Museum, Washington D.C.); D.A. Schlitter, H.H. Genoways, Suzanne M. McLaren, A.T.J. McCarthy (Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh); Friederike Spitzenberger und Kurt Bauer (Naturhistorisches Museum Wien); D. Thys van den Audenaerde (Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren).

Zusammenfassung

Fast das ganze in Museen befindliche Material von *Colomys goslingi* wurde morphologisch untersucht und verglichen. Die bisher bekannten vier Unterarten konnten als gültig bestätigt werden, überdies werden zwei neue Unterarten beschrieben: *eisentrauti* von West-Kamerun und *ruandensis* aus Ruanda. Die Unterartenentstehung und -verbreitung scheint in engem Zusammenhang mit den sechs Regenwaldrefugien des Pleistozäns in Afrika zu stehen. In der Färbung wurden klare höhenbedingte Unterschiede festgestellt. Die Hochlandstücke sind dunkler, die des Tieflandes heller braunrötlich gefärbt. Besonders große und dunkel gefärbte *Colomys* stammen vom Nordost- und Nordwest-Rand des Verbreitungsgebietes und betreffen die Unterarten *plumbeus*, *denti* und *eisentrauti*. Die Regel, nach der Hochlandformen größer als die des Tieflandes sind, gilt für *Colomys* nur bedingt. Am Schädel wurde der Processus praemaxillaris interincisivus als besonders stark entwickelt festgestellt. Eine spezielle, sehr variable Bildung ist auch das verbreiterte Septum der Maxillaria im Bereich der vorderen Gaumenspalten. Da beide Gebilde in der Schnauzenregion liegen, könnten sie mit der Entwicklung der Oberlippe zu einem hochempfindlichen Tastsinnesorgan im Zusammenhang stehen, das der Beuteortung dient. Wie schon in einer früheren Arbeit gezeigt, ernährt sich *Colomys* fast ausschließlich insektivor aus Fließgewässern.

Die heutige Verbreitung wird beschrieben und festgestellt, daß es riesige Nachweislücken gibt. Der Lebensraum von *Colomys* sind äquatoriale Regenwälder oder deren Randgebiete. Der engere Biotop beschränkt sich dort auf den Rand von Fließgewässern, besonders von schmalen Waldbächen zwischen 300 und 2650 m Meereshöhe. Die Siedlungsdichte ist sehr dünn und *Colomys* als sehr selten zu bezeichnen. Über die Fortpflanzung ist wenig bekannt. Embryonenzählungen ergaben ein Wurfmittel von 2,09 Jungen. Eine gewisse Ähnlichkeit von *Colomys* mit *Malacomys* beruht vermutlich auf konvergenter Entwicklung, nicht auf näherer natürlicher Verwandtschaft. Konvergenz hat ähnliche Arten auch in anderen Gruppen der Myomorpha hervorgebracht.

Summary

Nearly the whole material of *Colomys* available in the museums has been studied and compared. The status of the four known subspecies could be confirmed and two new subspecies are described: *eisentrauti* from West-Cameroon and *ruandensis* from Ruanda. Origin and distribution of the subspecies seems to be closely connected to the six pleistocene rain forest refuges of Africa. Specimens of the highlands are darker coloured compared to those of the lowlands which are light reddish-brown. Big and dark coloured *Colomys* concerning the subspecies *plumbeus*, *denti* and *eisentrauti* come from the northeastern and northwestern edge of the distribution area. Not all the highland forms are — as in the rule — bigger than those of the lowlands. In skull characters the processus praemaxillaris interincisivus was shown to be well developed. Further but very variable characters are the bony expansions of the septum dividing the palatal foramina. Both formations lying in the muzzle could be connected to the development of that region to a highly sensitive organ of touch, responsible for prey location. As shown in a former study *Colomys* feeds almost exclusively on insects occurring in running waters.

A map showing the recent distribution reveals huge gaps of record. Habitats of *Colomys* are different kinds of rain forests and their edges. The proper biotope is restricted to the edge of running waters, as small forest brooks between 300 and 2650 m of altitude. Density is very low. Few is known on reproduction. According to embryo counts litter size is 2,09. Similarities between *Colomys* and *Malacomys* are probably due to convergent evolution and not to a closer natural relationship. Similar cases of convergence are known from other groups of the myomorpha.

Literaturverzeichnis

Ansell, W.H.F. (1965): Addenda and corrigenda to ,,Mammals of Northern Rhodesia'' No. 2. — Puku 3: 1—14.

— (1978): The Mammals of Zambia. — The National Parks and Wildlife Service, Chilanga, Zambia.

Dieterlen, F. (1967): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo). Ein Beitrag zum Problem der Populationsdynamik in den Tropen. Teil I. — Z. Säugetierk. 32: 1—44.

— (1978): Zur Phänologie des äquatorialen Regenwaldes im Ost-Zaire (Kivu). Nebst Pflanzenliste und Klimadaten. — Dissertationes botanicae 47: 110 S. Cramer, Vaduz.

— & H. Rupp (1979): Erstnachweise von sechs Kleinsäugerarten für den Sudan. — Afr. small Mammal Newsl. 3: 12—15.

— & B. Statzner (1979): The African rodent *Colomys goslingi* Thomas and Wroughton, 1907 (Rodentia: Muridae) — a predator in limnetic ecosystems. — Z. Säugetierk. 46: 369—383.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Po und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 3: 428 S.

— (1975): Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 26: 76—93.

— (1976): Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 8: 214 S.

Elbl, A., U.H. Rahm & G. Mathys (1966): Les mammifères et leurs tiques dans la Forêt du Ruggege. — Acta tropica 23: 223—263.

Ellerman, J.R. (1941): The families and genera of living rodents. Vol. 2, 690 S. — Trustees of the British Museum, London.

Hatt, R.T. (1940): Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, collected by the American Museum Congo Expedition. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 76: 457—604.

Hayman, R.W. (1966): On the affinities of *Nilopegamys plumbeus* Osgood. — In: Proceedings of the Colloquium on African Rodents. — Annls. Mus. r. Afr. cent., Sér. 8vo, Sci. zool., 144: 29—38.

Hooper, E.T. (1968): Habitats and food of amphibious mice of the genus *Rheomys*. — J. Mammalogy 49: 550—553.

Kingdon, J. (1971): East African Mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. I, 446 S. — Academic Press, London & New York.

— (1974): East African Mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. II B (Hares and Rodents), p. 343—704. — Academic Press, London & New York.

Misonne, X. (1963): Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines. — Explor. Parc nat. Albert, Sér. 2, 14: 1—164.

— (1969): African and Indo-australian Muridae. Evolutionary trends. — Annls. Mus. r. Afr. cent., Sér. 8vo, Sci. zool., 172: 1—219.

— (1971): Rodentia: main text. — In: Meester, J. ed.: Smithsonian Institution preliminary identification manual for African mammals, Part 19, 1—55.

Moreau, R.E. (1966): The bird faunas of Africa and its islands. — Academic Press, New York & London.

Osgood, W.H. (1928a): A new genus of aquatic rodents from Abyssinia. — Publs. Field Mus. nat. Hist., zool. Ser., 12: 185—189.

— (1928b): Nature and man in Ethiopia. — Nat. geogr. Mag. 54: 121—176.

Petter, F., & H. Genest (1970): Liste préliminaire des rongeurs myomorphes de la République Centrafricaine. Description de deux souris nouvelles: *Mus oubangouii* et *Mus goundae*. — Mammalia 34: 451—458.

Rahm, U. (1966): Les Mammifères de la forêt équatoriale de l'Est du Congo. — Annls. Mus. r. Afr. cent., Sér. 8vo, Sci. zool., 149: 39—121.

— (1970): Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. — Rev. suisse Zool. 77: 637—646.

— & A.R. Christiaensen (1966): Les Mammifères de la région occidentale du Lac Kivu. — Annls. Mus. r. Afr. cent., Sér. 8vo, Sci. zool., 118: 1—83.

Sanborn, C.C. (1952): Rodents (Muridae) from Lunda district, Northeastern Angola. — Publçöes cult. Co. Diam. Angola 14: 107—118.

Starret, A., & G.F. Fisler (1970): Aquatic adaptions of the water mouse *Rheomys underwoodi*. — Contr. Sci. (Los Angeles County Mus.) 182: 1—14.

Stephan, H., & F. Dieterlen (1982): Relative brain size in Muridae with special reference to *Colomys goslingi*. — Z. Säugetierk. 47: 38—47.

Stirton, R.A. (1944): Tropical mammal trapping I: The Water mouse *Rheomys*. — J. Mammalogy 25: 337—343.

St.Leger, J. (1930): A new subspecies of *Colomys* from Kenya. — Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 10, 6: 527—528.

Thomas, O. (1912): Mammals from the Ja River, Cameroons. — Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 8, 10: 41—43.

— (1915): List of Mammals (exclusive of Ungulata) collected on the Upper Congo by Dr. Christy for the Congo Museum, Tervueren. — Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 8, 16: 465—481.

— & R.C. Wroughton (1907): New Mammals from Lake Chad and the Congo, mostly from the collections made during the Alexander-Gosling Expedition. — Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 7, 19: 370—387.

Anschrift des Verfassers: Dr. F. Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Schloß Rosenstein, D-7000 Stuttgart 1.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Karakal, *Caracal caracal* (Schreber, 1776) (Mammalia, Carnivora, Felidae)

von

GUSTAV PETERS

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Der Karakal ist eine heute in weiten Teilen seines Verbreitungsgebietes seltene (s. u. a. Harrison 1968, Schaller 1972, Rosevear 1974, Roberts 1977, Ansell 1978, Heptner & Sludskij 1980, Osborn & Helmy 1980), regional aber anscheinend noch recht häufige Felidenart (Rautenbach et al. 1979, Stuart 1981). Er ist ziemlich scheu und überwiegend nachtaktiv, und entsprechend wenig ist über seine Lebensweise bekannt (Rosevear 1974); Freilandbeobachtungen beschränken sich auf vereinzelte kurze, zufällige Begegnungen mit diesen Tieren, gezielte Verhaltensuntersuchungen an in Gefangenschaft lebenden Karakals wurden bisher nicht durchgeführt. So sind auch die Literaturangaben zur Lautgebung dieser Art spärlich; sie gehen überwiegend auf Zufallsbeobachtungen an in Menschenobhut gehaltenen Tieren zurück. Eine Reihe von Autoren betont ausdrücklich, daß Karakals im Vergleich zu anderen Feliden auffallend wenig rufen und fast nur agonistische Laute wie Fauchen, Spucken oder Knurren äußern (Reschke 1960, Denis 1964, Smithers 1971, Rosevear 1974, Guggisberg 1975, Stuart 1981) — eine Feststellung, die sich in dieser Form schon bei Brehm (1915) findet. Daneben sind im Schrifttum aber auch andere Lautformen des Karakal erwähnt, wenngleich die gegebenen Beschreibungen nicht immer sicher zu deuten sind (Denis 1964, Kralik 1967, Krishne Gowda 1967, Smithers 1971, Guggisberg 1975, Stuart 1981). Kingdon (1977: 337) geht angesichts seiner Feststellung ,,The feline vocabulary of miaows, growls and spitting hisses is present and loud coughing calls have been heard during the mating season'' offensichtlich davon aus, daß der Karakal in seinem Lautgebungsverhalten dem anderer Feliden entspricht.

Mit Ausnahme von Reschke (1960) nennen alle zitierten Autoren keine exakten Strukturmerkmale der erwähnten Lautformen und beschränken sich auf allgemeine Umschreibungen. Aufgabe der vorliegenden Publikation ist es, die Lautäußerungen dieser Art anhand spektographischer Auswertungen eindeutig in ihrem Aufbau sowie in ihren Funktionsbezügen zu charakterisieren und damit einen Beitrag zur Kenntnis der Verhaltensbiologie des Karakal zu leisten. Zusätzlich sind einige Beobachtungen zur Lautgebung von Jungtieren berücksichtigt. Abschließend werden das Lautrepertoire dieser Art und die

Struktur ihrer Lautformen mit denjenigen anderer Feliden verglichen und in ihrem taxonomischen Aussagewert diskutiert.

Material und Methoden

Alle Beobachtungen und Tonbandaufnahmen, die dieser Untersuchung zugrundeliegen, wurden in zoologischen Gärten gemacht. An anderer Stelle (Peters 1978) habe ich eingehend dargelegt, daß bei Säugern eine wesentliche Veränderung des physikalischen Aufbaus der artspezifischen Lautformen durch die Gefangenschaftshaltung mit großer Sicherheit auszuschließen ist, die hier beschriebenen Lautäußerungen also als typisch für den Karakal anzusehen sind (vgl. auch Ehret 1980). Zudem ist eine anhaltende Beobachtung des Lautgebungsverhaltens dieser Art sowie eine Tonbandaufzeichnung ihrer Lautäußerungen in für die spektographische Auswertung geeigneter Qualität im Freiland kaum möglich, bei Lautformen geringer Intensität wohl nahezu ausgeschlossen.

Aufgrund der Haltungsbedingungen der Karakals in den besuchten Zoos mußten nahezu alle Tonbandaufnahmen in geschlossenen Räumen erfolgen. Wegen des dabei auftretenden Halls ergeben sich einige strukturelle Veränderungen des Lautbildes im Spektrogramm, die ich jedoch durch einen möglichst geringen Aufnahmeabstand zum rufenden Tier klein zu halten versucht habe. Diese Veränderungen sind bei der Einzelbesprechung der jeweiligen Lautform erwähnt; in den Abbildungen sind Lautspektrogramme von solchen Lauten, die in einem geschlossenen Raum aufgezeichnet wurden, mit ‚(I)' gekennzeichnet.

Tabelle 1: Anzahl analysierter Lautäußerungen des Karakal

Altersstufe	Lauttyp	Anzahl	Individuen
juvenil	Mauzen	23	? (mindestens 3, höchstens 7)
adult	Mauzen	26	3 ♀
	Gurren	33	3 ♀, 1 ♂
	Knurren	2	1 ♀
	Fauchen	3	1 ♀
	wah-wah	12	1 ♀, 1 ♂

Tabelle 2: Tonbandaufzeichnung von Lautäußerungen juveniler Karakals

Anzahl Jungtiere	Ort	Aufnahmezeitraum
3	Zoo Berlin	1.—3. Lebenstag
2	Wilhelma, Stuttgart	4 aufeinanderfolgende Tage in der 7. Lebenswoche
2	Zoo Rotterdam	2 aufeinanderfolgende Tage in der 7. Lebenswoche

Für diese Veröffentlichung wurden Lautäußerungen von 3 adulten Karakal-♀, 1 adulten ♂ sowie von mehreren Jungtieren unterschiedlichen Alters, deren Geschlecht nicht bekannt ist, ausgewertet (Tab. 1, 2). Da eine Störung der Jungenaufzucht durch die Tonbandaufnahmen vermieden werden mußte, wurden die Lautäußerungen über ein fest in der Wurfbox installiertes Mikrophon ohne Sicht auf die rufenden Tiere aufgezeichnet, so daß anhand der Aufnahmen keine Zuordnung der Rufe zu den einzelnen Individuen möglich ist und auch nicht zu bestimmen ist, die Stimmen wievieler Jungtiere auf Band vorliegen.

Weitere adulte Karakals konnte ich über unterschiedlich lange Zeiträume hin beobachten, von ihnen allerdings keine Lautäußerungen aufzeichnen. Von anderen Jungtieren als den in Tab. 2 aufgeführten, auch von älteren, vernahm ich nie Lautäußerungen. Das anschließend beschriebene Lautrepertoire des Karakal umfaßt nicht alle Lautformen dieser Art, besonders Jungtiere haben mehr als hier analysiert, insofern ist diese Darstellung also vorläufig. Alle Angaben zu Funktion und Auslösung eines bestimmten Lauttyps betreffen ausschließlich diejenigen Verhaltenszusammenhänge, in denen er im Verlauf dieser Untersuchung auftrat, sind wahrscheinlich nicht umfassend und sicher auch durch die Haltung der Tiere in Menschenobhut beeinflußt.

Tonaufzeichnungsausrüstung und -technik sowie die Auswertungsgeräte und -verfahren entsprechen denen in einer früheren Veröffentlichung (Peters 1978). Die einzelnen Lautformen wurden je nach den entscheidenden Strukturparametern mit einer oder zwei der folgenden drei Analyse-Stellungen ausgewertet: normal/WB (300 Hz), normal/NB (50 Hz), contour/WB (300 Hz); alle abgebildeten Lautspektrogramme sind in der erstgenannten Darstellungsweise. Die Pulswiederholungsrate ist nach der von Scoville & Gottlieb (1978) angeführten Methode B berechnet, die übrigen ausgewerteten Strukturparameter entsprechen denen in Peters (1978). Bei allen Strukturparametern ist jeweils nur der kleinste und größte gemessene Wert angegeben, die Messungen für alle Individuen sind zusammengefaßt. Dieses Vorgehen erscheint insofern gerechtfertigt, als bei einer Lautform, für die jeweils eine größere Anzahl ($N \geqq 10$) von Aufnahmen zweier Tiere vorlag, in einigen Parametern signifikante Unterschiede zwischen den Individuen bestehen. Daher ist die Berechnung des Mittelwerts und weiterer damit zusammenhängender statistischer Größen aufgrund aller vorliegenden Meßwerte aus den Lauten verschiedener Individuen nicht sinnvoll, ebensowenig getrennt für jedes Individuum mit sehr unterschiedlicher Anzahl von analysierten Lauten, da so gewonnene Werte wenig aussagefähig sind. Mittelwert und Standardabweichung sind nur für solche Strukturmerkmale eines Lauttyps eines Individuums berechnet, für die Meßwerte von $N \geqq 10$ Lauten dieses Tieres vorlagen.

Ergebnisse

Die bisher anhand spektrographischer Auswertung identifizierten Lautformen des Karakal sind anschließend einzeln aufgeführt und in ihrer Struktur und Funktion erläutert. Diese Form der Darstellung und der deutlich verschiedene Aufbau der Lauttypen lassen jedoch nicht den Schluß zu, daß das Lautrepertoire des Karakal sich nur aus diskreten Lautäußerungen (Klingholz & Meynhardt 1979) zusammensetzt und keine Übergänge zwischen den einzelnen Lautformen existieren. Diese sind zwar bisher mit Tonbandaufnahmen nicht belegt, zwischen den verschiedenen agonistischen Lauten konnte ich sie aber in vielfältiger Form beobachten; ebenso kommen Mischformen zwischen Gurren und Mauzen vor, solche zwischen weiteren Lauttypen erscheinen möglich. Eine gesicherte Aussage hierzu ist erst auf der Grundlage eines wesentlich reicheren Aufnahmematerials als des vorliegenden möglich.

Die im Schrifttum mehrfach hervorgehobene geringe Lautäußerungsaktivität des Karakal kann ich aufgrund eigener Beobachtungen bestätigen. Wie auch bei anderen Feliden bestehen hierin aber große individuelle Unterschiede, so daß man von einigen Karakals relativ häufig Lautäußerungen verneh-

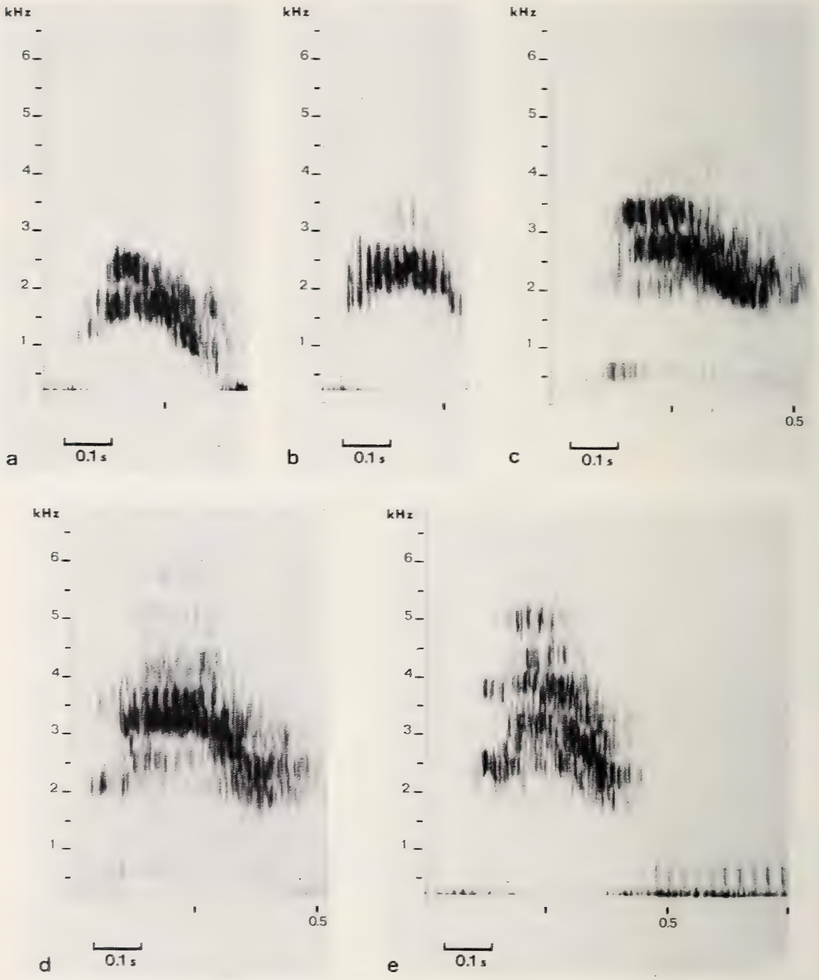


Abb. 1: Mauzen adulter Karakals. — a, b: ♀ H, Zoo Rotterdam (I); c—e: ♀ M, Wilhelma, Stuttgart (I). — An den Mauzlaut in e ist direkt anschließend ein Gurrlaut gekoppelt. In den Mauzern beider ♀ ist stellenweise eine rhythmische Amplitudenmodulation ausgebildet. Beide Tiere unterscheiden sich in den Frequenzanteilen maximaler Intensität im Rufaufbau; diese zeigen eine deutliche zeitliche Veränderung im Lautverlauf.

men kann, von anderen dagegen auch über längere Beobachtungszeiträume hin keine — wenn man einmal von agonistischen Lauten wie Fauchen, Spucken u. ä. absieht. Entscheidend für die Lautgebungsaktivität ist der Verhaltenszusammenhang; so rufen Karakal-♀ mit Jungen, wie bei anderen Feliden auch, recht häufig. Es erscheint daher nicht zulässig, diese Art generell als weniger ruffreudig als andere Feliden anzusehen oder gar zu folgern, bei ihr spiele die lautliche Verständigung eine untergeordnete Rolle.

Mauzen (Abb. 1 a—e)

Allgemeine Beschreibung: kurzer Ruf unterschiedlicher Intensität; heller und rauher im Klang als entsprechende Laute der Hauskatze; Intensität im Rufverlauf meist gleichbleibend, setzt gleich mit voller Lautstärke ein und bricht ebenso abrupt wieder ab; Tonhöhenveränderung während des Rufes, zum Lautende hin meist Tonhöhenabfall. — Funktionszusammenhang: Formen geringer Intensität als Kontaktlaut im Nahbereich, im wesentlichen von ♀ gegenüber Jungen; mit gesteigerter Lautstärke auch zur Aufrechterhaltung und/oder (Wieder-)Herstellung des Kontaktes über größere Distanz zwischen adulten Tieren sowie ♀ und ihren Jungen; Auslösung von Mauzlauten durch gleichen Laut adulter Artgenossen oder von Jungtieren, im zweiten Fall besonders bei Trennung von Jungen bei Fortdauer der Situation mit zunehmender Rufintensität; wahrscheinlich bisweilen spontanes Rufen einzeln gehaltener Tiere. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.17—0.48 s, Frequenzbereich 0.2 bis über 7 kHz, Hauptanteile 1.5—4 kHz; breites, geräuschhaft verwischtes Hauptfrequenzband läßt stellenweise einzelne Formanten erkennen; einige Laute mit rhythmischer Amplitudenmodulation von ca. 50 pro s; Individuen unterscheiden sich wahrscheinlich hinsichtlich Frequenzanteilen größter Amplitude und eventuell auch in Tonhöhenveränderung während des Rufes; Grundton nur sehr schwach ausgebildet; Dauer und Verlauf des Hauptfrequenzbandes durch Halleffekt im Spektrogramm wahrscheinlich leicht modifiziert. Ohne weitere Einzelheiten führt Tembrock (1963) in einer tabellarischen Zusammenstellung zur Lautgebung von Säugetieren den Hauptfrequenzbereich des Mauzens eines Karakal-♂ mit 1280—1808 Hz an, was den hier gefundenen Werten nahekommt.

Gurren (Abb. 2 a—d)

Allgemeine Beschreibung: kurzer, geräuschhafter Laut geringer Intensität mit sehr kurzphasiger, rhythmischer Amplitudenmodulation, klingt wie weich rollendes „rrrrr'', ähnlich dem staccato-Anteil im Gurren von Tauben; keine Tonhöhenveränderung im Lautverlauf; tritt häufig gekoppelt und/oder überlagert mit Mauzlauten auf, meist auch mit Mauzlauten in Lautserien. — Funktionszusammenhang: Lautäußerung bei freundlichem Nahkontakt, je nach Situation Funktion als Stimmfühlungs-, Begrüßungs-, Beruhigungs- (‚reassurance'), Beschwichtigungs- (‚appeasement') und wohl auch Locklaut, hauptsächlich von ♀ gegenüber den Jungtieren und zwischen den Partnern eines Paares; während bestimmter Phasen der Jungenaufzucht haben ♀ eine recht hohe spontane Artikulationsrate von Gurren (und Mauzen); bisher nicht als Antwort auf Gurrlaut eines Artgenossen beobachtet. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.12—0.55 s, Anzahl von Einzelpulsen im Gurren 5—19, Pulswiederholungsrate 31.3—45.2 pro s, Dauer

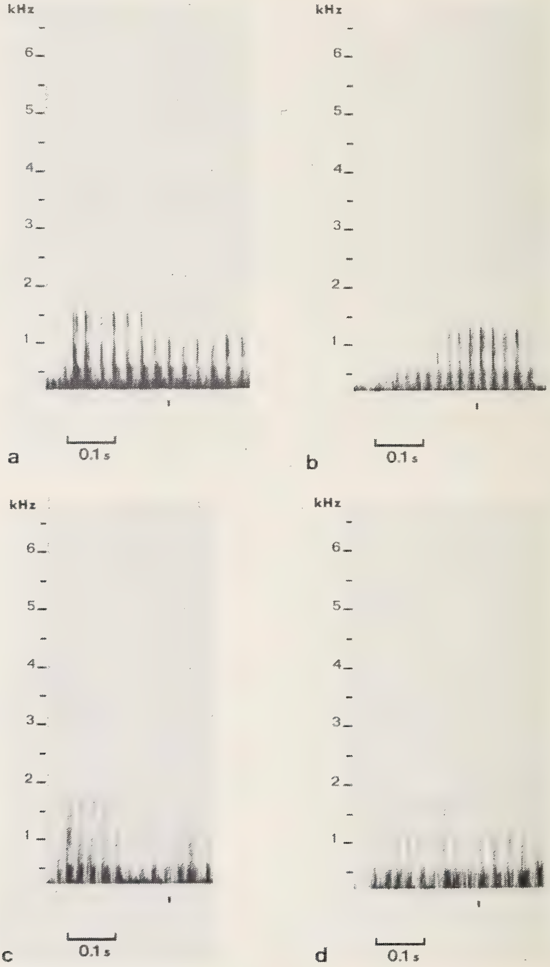


Abb. 2: Gurren adulter Karakals. — a: ♀ H, Zoo Rotterdam (I); b: ♂ D, Zoo Duisburg; c, d: ♀ S, Zoo Berlin (I). — Einzelheiten zum Lautaufbau finden sich im Text. Der im Gurren aller drei Individuen auftretende Intensitätsabfall zwischen 2 und 3 kHz ist sehr wahrscheinlich typisch für diese Lautform und tritt in ähnlicher Form auch in dem entsprechenden Laut anderer Felidenarten auf.

der Einzelpulse im Gurren 0.005—0.015 s, Dauer der Intervalle zwischen den Pulsen 0.01—0.025 s, Frequenzbereich 0.1—6 kHz, Hauptanteile unterhalb 2 kHz, Anteile größter Amplitude 0.3—1 kHz.

Vom Gurren zweier ♀ liegen genügend Aufnahmen für eine statistische Auswertung vor. Die Meßwerte für die Laute ($N = 13$) des ♀ S sind: Lautdauer 0.12—0.43 s ($\bar{x} = 0.26$, $SD = 0.1066$), Anzahl Einzelpulse 5—17 ($\bar{x} = 10.2$, $SD = 4.25$), Pulswiederholungsrate 33.3—42.6 pro s ($\bar{x} = 37.5$, $SD = 2.46$); die entsprechenden Werte für die Gurrlaute des ♀ M ($N = 13$): 0.27—0.48 s ($\bar{x} = 0.368$, $SD = 0.0699$), 8—16 ($\bar{x} = 12.2$, $SD = 2.28$), 31.3—32.6 pro s ($\bar{x} = 32.1$, $SD = 0.47$). Die zeitliche Auflösung des Lautspektrographen und die Meßgenauigkeit anhand der Sonagramme sind nicht ausreichend, um Unterschiede in der Dauer der Einzelpulse im Gurren sowie der der Intervalle zwischen ihnen zwischen diesen beiden Individuen abzusichern. Diese beiden Merkmale sind außerdem wahrscheinlich durch den Halleffekt etwas verändert; wie ein Vergleich mit Abb. 2b, die einen in einem Freigehege aufgenommenen Laut darstellt, verdeutlicht, treten jedoch keine wesentlichen Veränderungen auf. In der Frequenzzusammensetzung des Gurrens und der relativen Intensitätsverteilung innerhalb seines Spektrums ist kein Unterschied zwischen diesen beiden ♀ festzustellen; diese Merkmale sind bei allen 4 Individuen, von denen Aufnahmen dieser Lautform vorliegen, gleich ausgebildet. Das Fehlen höherer Frequenzanteile in Abb. 2c und d ist aufnahmetechnisch bedingt.

Signifikante Unterschiede weist das Gurren dieser beiden ♀ jedoch hinsichtlich der Pulswiederholungsrate auf ($p < 0.001$, t-Test nach Student). Wegen des vorher erläuterten Sachverhaltes ist es nicht möglich zu entscheiden, ob dies auf unterschiedlicher Dauer der Einzelpulse oder der der Intervalle zwischen ihnen bei beiden Tieren beruht oder beide Merkmale dazu beitragen. Der Unterschied zwischen den Gurrlauten beider ♀ hinsichtlich der Anzahl der Einzelpulse ist nicht signifikant, der in der Lautdauer hingegen ist es ($p < 0.01$). Entsprechende individuelle Unterschiede lassen sich auch zwischen den Gurrlauten anderer Feliden nachweisen; auf der Grundlage ähnlich umfangreichen Aufnahmematerials konnte ich sie beim Serval (*Leptailurus serval*) und der afrikanischen Goldkatze (*Profelis aurata*) bestätigen.

Eine dem Gurren des Karakal homologe Lautäußerung mit weitgehend gleichem Aufbau ist von einer Reihe anderer Feliden bekannt (Reschke 1960, Tembrock 1970); nähere Angaben zur Struktur der entsprechenden Lautform der Hauskatze finden sich bei Härtel (1975), für den Puma (*Puma concolor*) bei Peters (1978). Sehr wahrscheinlich handelt es sich bei der von Smithers (1971) mit ,,pr-purrr-kaaaaa'' lautmalend umschriebenen Stimmäußerung des Karakal um ein Gurren, an das direkt anschließend ein Mauzlaut gekoppelt ist. Trotz der Verwendung von ,purr' (Schnurren) in dieser Lautkombination erscheint diese Deutung gerechtfertigt, da Gurren und Mauzen häufig gekoppelt auftreten und für den geschilderten Verhaltenszusammenhang beide Lautformen typisch sind. Aufgrund ihrer klanglichen Ähnlichkeit werden Gurren und Schnurren in der englischsprachigen Literatur begrifflich häufig nicht eindeutig getrennt (vgl. u.a. Hulley 1976), obgleich sie sich strukturell deutlich unterscheiden und somit eigenständige Lauttypen darstellen (Peters 1981).

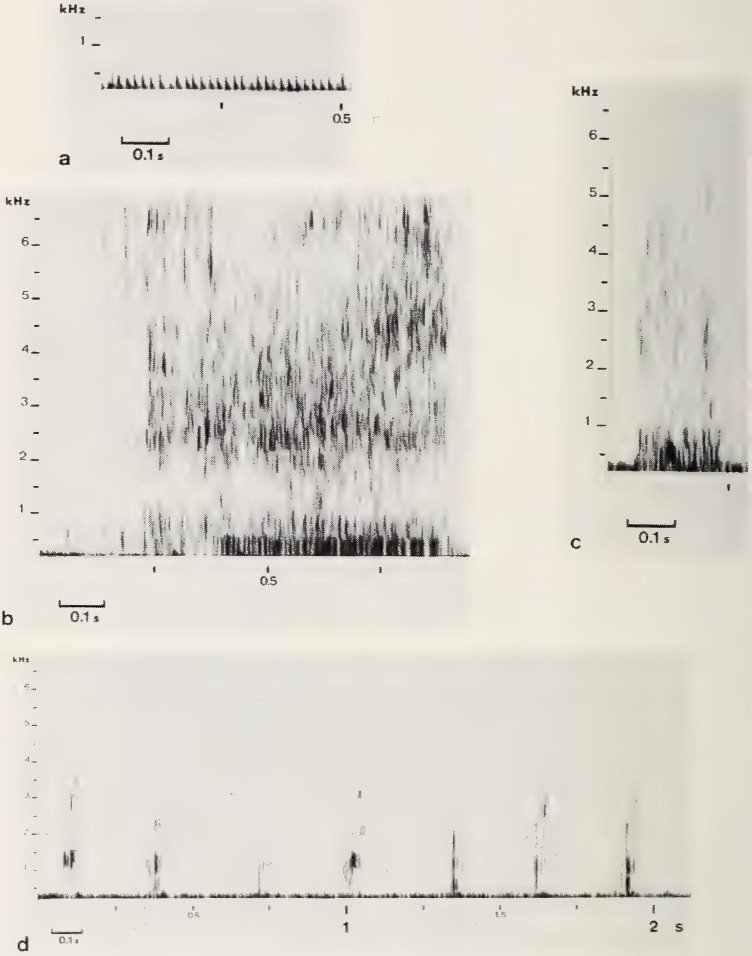


Abb. 3: Agonistische Lautformen adulter Karakals und wah-wah-Laut. — a: Knurren, ♀ H, Zoo Rotterdam (I); b, c: Fauchen, ♀ H, Zoo Rotterdam (I); d: wah-wah-Laut, ♀ R, Zoo Duisburg (I). — Knurr- und Fauchlaute variieren stark in ihrer Dauer; Knurren ist meist erheblich länger anhaltend als das hier gezeigte Beispiel. Der wah-wah-Laut tritt nicht nur, wie hier abgebildet, in Serien mit ziemlich regelmäßiger Reihung der Einzellaute auf, sondern auch einzeln. Der Aufbau dieser Lautform variiert erheblich.

Knurren (Abb. 3a)

Allgemeine Beschreibung: Lautäußerung geringer bis mittlerer Intensität von variabler Dauer, oft ziemlich lange anhaltend; klanglich dem entsprechenden Laut der Hauskatze sehr ähnlich, wie tief grollendes „rrrrr"; rhythmische Amplitudenmodulation ist wechselnd deutlich ausgeprägt; bisweilen treten tonale Anteile mit Frequenzmodulation auf. — Funktionszusammenhang: während Droh- und Kampfverhalten, zeigt zunehmende Angriffsbereitschaft des lautäußernden Tieres an, entsprechend der Hauskatze (Leyhausen 1979: 252). — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.52—0.57 s, Anzahl Einzelpulse 31—35, Pulswiederholungsrate 57.7—61.4 pro s, Frequenzbereich im wesentlichen unterhalb 1 kHz. Aufgrund des sehr beschränkten Aufnahmematerials spiegeln die beiden ersten Werte natürlich nicht die volle Variationsbreite dieser Lautform des Karakal wider, die beiden letzten dürften dagegen typisch für diesen Laut sein. Die hier gefundene Dauer der Einzelpulse von 0.01—0.015 s ist wahrscheinlich kennzeichnend für diesen Lauttyp, ebenso wie die intensivsten Frequenzanteile unterhalb 0.5 kHz.

Reschke (1960) wertete zwei Knurrlaute oszillographisch aus und gibt die Hauptanteile mit 300—1200 Hz an, was allerdings im Widerspruch zu dem abgebildeten Oszillogramm steht, das die größte Amplitude in diesem Laut etwa zwischen 0.1 und 0.6 kHz aufweist. Der längere der beiden von ihr analysierten Knurrlaute dauert 9 s, die Pulswiederholungsrate beträgt ca. 70 pro s; Frequenzanteile sind bis zu 4 kHz nachweisbar. Die im Vergleich mit den für diese Untersuchung analysierten Lauten erheblich höheren Frequenzanteile sind wahrscheinlich durch einen geringeren Aufnahmeabstand und/oder mehr tonale Anteile in dem von Reschke ausgewerteten Knurren bedingt. Die von ihr ermittelte Pulswiederholungsrate deutet darauf hin, daß diese Lautform des Karakal auch in diesem Merkmal eine größere Varianz aufweist als hier gemessen.

Fauchen (Abb. 3b, c)

Allgemeine Beschreibung: fauchendes, zischendes Geräusch (‚weißes Rauschen'); stimmlos; in ähnlicher Form weit im Tierreich verbreitet (Säuger, Vögel, Reptilien, Insekten); von geringer bis mittlerer Intensität und unterschiedlicher Dauer, längere Formen mit Intensitätsschwankungen; Intensitätsflanke im Lautbeginn und -ende variabel. — Funktionszusammenhang: wie bei der Hauskatze während Droh- und Kampfverhalten (Leyhausen 1979: 252); kennzeichnet einen ungefähr ambivalenten Status des lautgebenden Tieres zwischen Angriffs- und Abwehr-/Rückzugsbereitschaft. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.2—0.95 s, Frequenzbereich 0.2 bis über 7 kHz, Hauptanteile unterhalb 1 kHz und von 2 bis 4 kHz, ansonsten Anteile ziemlich gleichmäßig über das gesamte Spektrum verteilt; bisweilen geringe Änderungen der Frequenzzusammensetzung im Lautverlauf, eventuell intensitätsabhängig.

Reschke (1960) gibt Fauchlaute bis zu einer Dauer von 2 s mit Hauptfrequenzanteilen von 1.2 bis 2.4 kHz an. Die relativ intensiven Anteile unterhalb 1 kHz in den für diese Untersuchung ausgewerteten Fauchlauten sind in den von ihr aufgezeichneten Lauten nicht so deutlich ausgeprägt. Das gleiche gilt für je einen Fauchlaut von Jaguar (*Panthera onca*), Ozelot (*Leopardus pardalis*) und Sandkatze (*Felis margarita scheffeli*), die Busch (1975) analysierte. Diesen Sachverhalt vermag ich nicht zu deuten.

Wemmer & Scow (1977) vertreten die Auffassung, daß das Fauchen und das Spucken der Feliden (bisher für den Karakal nicht durch Tonbandaufnahmen belegt, also keine Aussage zum exakten Lautaufbau möglich) ein Lautkontinuum bilden, da sie stufenlos ineinander übergehen und Zwischenformen nur in einem Strukturparameter, der Lautdauer, quantitativ variieren. Diese Aussage läßt die Vorgänge bei der Lauterzeugung außer acht, in denen sehr wahrscheinlich ein qualitativer Unterschied zwischen dem Fauchen und dem Spucken besteht. Vorläufige spektrographische Auswertungen der Fauchlaute und des Spuckens einiger Feliden deuten darauf hin, daß beide Lautformen sich auch hinsichtlich ihres Aufbaus unterscheiden.

Wah-wah-Laut (Abb. 3d)

Allgemeine Beschreibung: rein geräuschhafter Kurzlaut sehr geringer bis geringer Intensität, nahezu stimmlos; meist in kurzen Serien mit ziemlich regelmäßiger Abfolge der Einzellaute; bisweilen innerhalb des Lautes wechselnde rhythmische Amplitudenmodulation; variabler tonaler Anteil; gewählte Bezeichnung ist lautmalend, wah-wah klingt ähnlich Hecheln. — Funktionszusammenhang: nicht eindeutig, Lautäußerung möglicherweise Übersprungshandlung; Auslösung bisweilen durch gleichen Laut von Artgenossen, manchmal auch als Antwort auf dessen Imitation durch menschlichen Beobachter. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.06—0.21 s, Frequenzbereich 0.2 bis über 7 kHz, Hauptanteile unterhalb 1.5 kHz, innerhalb der Laute vereinzelt Pulse von 0.004—0.008 s Dauer, 2—7 Laute pro Serie, Intervalle zwischen den Einzellauten in Serie 0.2—0.49 s; Frequenzanteile ziemlich gleichmäßig über das Spektrum verteilt, keine Tonhöhenveränderungen während des Lautes. Dieser Lauttyp der Feliden ist bisher nur für den Puma beschrieben (Peters 1978), kommt aber auch bei einer Reihe anderer Arten der Familie vor, worauf in der Diskussion noch näher einzugehen ist.

Mauzen juveniler Karakals

1.—3. Lebenstag (Abb. 4a, b; 5a—c)

Allgemeine Beschreibung: zwei verschiedene Lautausprägungen, für die noch nicht gesichert ist, ob sie denselben Lauttyp darstellen: 1. quärrende Rufe unterschiedlicher Dauer, Intensität und Klanghaftigkeit, meist ziemlich rauh im Klang; häufig mit Tonhöhenveränderungen und Intensitätsschwankungen im Lautverlauf; vorwiegend recht lautstark. 2. kurze, hell trillernde Laute mit wechselndem geräuschhaftem Anteil; von geringer bis mittlerer Intensität; vom Höreindruck meist gleichbleibend in Tonhöhe und Intensität (trotz sehr schneller Frequenz- und Amplitudenmodulation). — Funktionszusammenhang: da keine Sicht auf die rufenden Tiere bestand, keine direkte Aussage möglich; ziemlich sicher aber wie bei anderen Feliden zur Auslösung von Fürsorgehandlungen des Muttertiers, wenn Junge hungrig, unterkühlt, aus dem Nest, eingeklemmt, usw.; nicht klar, ob beide Ausprägungen unterschiedliche Funktion haben. — Struktureigenschaften: deutliche Unterschiede zwischen den beiden Ausprägungen, erste Form wesentlich variabler im Aufbau. 1. (Abb. 4a, b; 5a, b) Lautdauer 0.74—1.8 s, Frequenzbereich 0.2 bis über 7 kHz, Hauptanteile 1.5—4.5 kHz; im Rufverlauf wech-

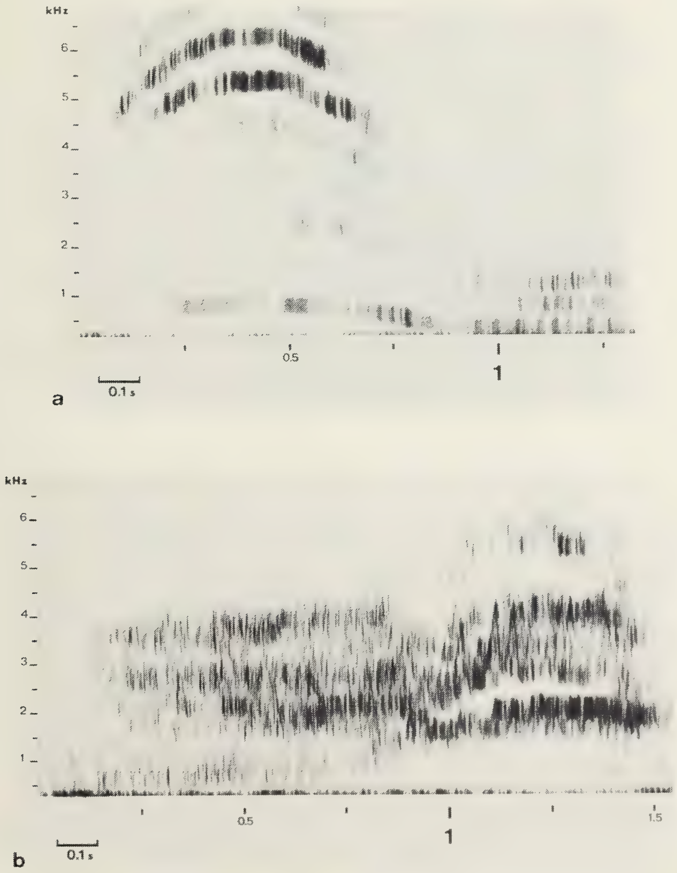


Abb. 4: Mauzen juveniler Karakals im Alter von 3 Tagen, Zoo Berlin (I).

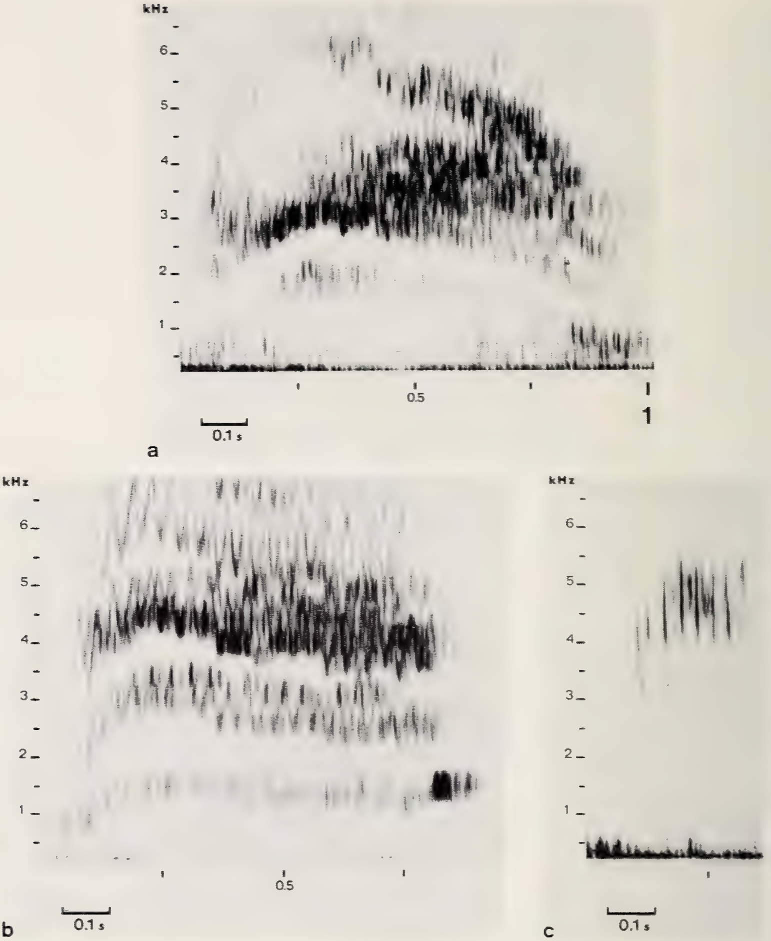


Abb. 5: Mauzen juveniler Karakals, Zoo Berlin (I). — a, b: Jungtiere im Alter von 3 Tagen; c: Jungtier, 1 Tag alt. — Bisher ist nicht gesichert, ob es sich in dem überwiegend tonalen Laut in c um denselben Typ wie in den übrigen Abbildungen handelt. Er trat ebenso wie die übrigen während des gesamten Beobachtungszeitraums auf. Rhythmische Frequenz- und Amplitudenmodulation findet sich z. B. auch im Laut 5b.

selnd deutlich harmonischer oder eher geräuschhafter Aufbau, klanghafte Anteile teilweise rhythmisch frequenzmoduliert. 2. (Abb. 5c) Lautdauer 0.16—0.29 s, Frequenzbereich 2 bis über 7 kHz, Hauptanteile 4—6 kHz; im wesentlichen klanghafter Aufbau, teilweise geräuschhaft überlagert; rhythmische Amplitudenmodulation; Frequenzmodulation mit ungefähr 32—39 pro s. Die Geräuschhaftigkeit im Lautaufbau könnte besonders gegen Ende der Laute durch den Hall beeinflußt sein.

7. Lebenswoche (Abb. 6a—d)

Allgemeine Beschreibung: kurze, hell trillernde Laute, bisweilen auch mit leicht geräuschhaftem Charakter; deutliche Frequenz- und Amplitudenmodulation; meist von gleichbleibender Intensität im Rufverlauf, Lautstärke gering bis mittel; Tonhöhenveränderung im Lautverlauf, meist zum Lautende hin abfallend. — Funktionszusammenhang: es gilt die gleiche Einschränkung wie oben; ähnlich anderen Feliden aber wahrscheinlich Stimmfühlungslaut mit Muttertier und Wurfgeschwistern im Nahbereich sowie weiterhin in Ausbildungen gesteigerter Intensität zur Auslösung von Fürsorgehandlungen des Muttertiers. — Struktureigenschaften: Lautdauer 0.16—0.26 s, Frequenzbereich 1.9 bis über 7 kHz, Hauptanteile 2—5 kHz; durchweg harmonischer Aufbau aus Grundton und erster Harmonischer, Grundton meist mit größter Intensität; Lautende eher mit geräuschhaften Anteilen (auch hier eventuell teilweise Halleffekt); Frequenzmodulationsrate 39—45 pro s, bisweilen entsprechende rhythmische Amplitudenmodulation; Umfang der Frequenzmodulation variabel, ebenso der der Tonhöhenveränderung im Lautverlauf.

Ähnlichkeiten in der Struktur (u. a. Lautdauer, Frequenzbereich, Frequenzmodulation) machen es sehr wahrscheinlich, daß sich diese Lautform von der an zweiter Stelle erwähnten Ausbildung des Mauzens der Jungtiere während der ersten Lebenstage ableitet. Im Verlauf der Ontogenese verändert sich die Frequenzzusammensetzung und besonders der Bereich der intensivsten Anteile dieses Lautes, mit fortschreitendem Alter sinken diese in den tie-

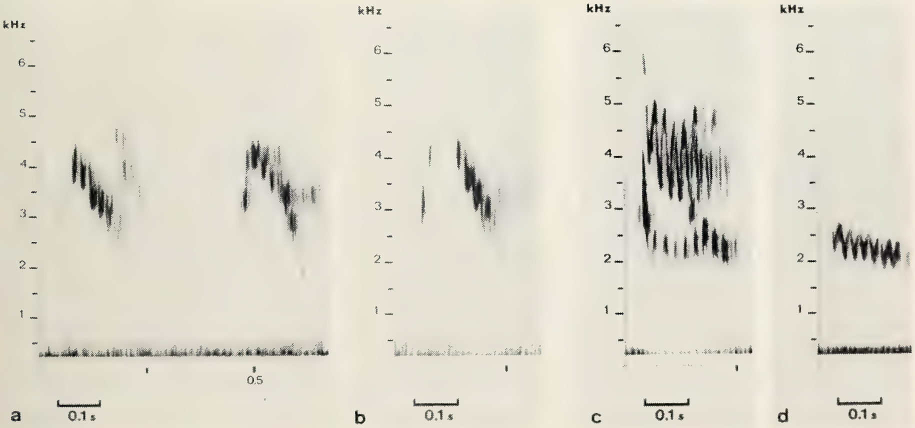


Abb. 6: Mauzen juveniler Karakals in der 7. Lebenswoche. — a, b: Wilhelma, Stuttgart (I); c, d: Zoo Rotterdam (I). — Alle von Jungtieren dieses Alters aufgezeichneten Laute besitzen einen überwiegend tonalen Aufbau und zeigen deutliche rhythmische Frequenzmodulation, meist auch eine Tonhöhenveränderung im Lautverlauf.

feren Frequenzbereich; möglicherweise ändern sich auch die Frequenz- und Amplitudenmodulation sowie die Tonhöhenbewegung im Lautverlauf. Guggisberg (1975: 66), bei dem sich der einzige Hinweis auf Lautäußerungen juveniler Karakals findet, bezieht sich ohne Zweifel auf diese Lautform, wenn er von ‚chirping, birdlike noises' der Jungtiere spricht.

Diskussion

Weitere Lautformen adulter Karakals

Die Mehrzahl der in der Literatur erwähnten Lautäußerungen des Karakal ist anhand der in dieser Veröffentlichung strukturell definierten Lauttypen eindeutig zu identifizieren. Obgleich ich es bisher selbst nicht hören konnte, ist es aufgrund der Beschreibung von Smithers (1971) wahrscheinlich, daß das Schnurren des Karakal in seinem Aufbau dem anderer Feliden entspricht (vgl. Peters 1981). Auch das Spucken des Karakal dürfte dem anderer Felidenarten weitgehend ähnlich sein.

Dagegen ist fraglich, was Stuart (1981) unter ‚different levels of "purring"' versteht, zumal er die Bezeichnung in Anführungszeichen setzt, was er bei anderen, eindeutig zu klassifizierenden Lautformen (z. B. hissing) nicht tut; entsprechendes gilt für einen ‚harsh hissing "bark"' (Stuart 1981) in agonistischen Verhaltenszusammenhängen. Trotz der Übereinstimmung der Begriffe handelt es sich bei den von Kralik (1967) erwähnten ‚peculiar barking signals' mit Sicherheit um eine andere Lautform, zumal sich diese auf Rufe beziehen, mit denen sich die Partner eines Paares verständigen, wenn man sie in benachbarten Gehegen getrennt hält. Sehr wahrscheinlich meint Kralik hier die Mauzlaute des Karakal; als kurze, rauhklingende Rufe, die gleich mit voller Intensität einsetzen und ebenso abrupt wieder abbrechen, besitzen sie für das menschliche Gehör eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Bellen von Caniden, besonders wenn mehrere Laute in schneller Abfolge ausgebildet sind. Die von Stuart (1981) als "bark" bezeichnete Lautäußerung ist vermutlich ein explosiver Abwehrlaut, möglicherweise eine Mischform. Krishne Gowda (1967) erwähnt ein ‚low groaning noise' des ♀ während der Kopulation, das ich nicht sicher einordnen kann, da ich keine Paarungen von Karakals beobachten konnte. Aufgrund des Paarungsverlaufs bei anderen Felidenarten ist es aber wahrscheinlich, daß es sich hierbei um Knurren — eventuell mit anderen Lautformen überlagert — handelt, wie es ♀ vieler Arten während der Kopula äußern.

Bei Denis (1964: 46), Guggisberg (1975: 66) und Kingdon (1977: 337) ist jeweils eine intensive Lautäußerung des Karakal erwähnt, bei der es sich wahrscheinlich in allen drei Fällen um denselben Lauttyp handelt. Die Autoren sprechen von ‚leopard-like cough' (Denis), ‚a cry not unlike that of a leopard' (Guggisberg) und von ‚loud coughing calls . . . during the mating season' (Kingdon). Da nähere Angaben zum Aufbau dieser Rufe fehlen, ist nicht eindeutig, worum es sich hierbei handelt. Zwar wird die strukturierte Rufserie des Leoparden (Peters 1978) in der englischsprachigen Literatur ziemlich durchgehend als ‚coughing' bezeichnet (u. a. Schaller 1972), es ist aber sehr unwahrscheinlich, daß der Karakal eine entsprechende rhythmische Rufserie besitzt, die sich regelmäßig in artspezifischer Weise aus verschiedenen Lauttypen zusammensetzt. Möglicherweise handelt es sich auch bei diesen Lauten des Karakal um Ausbildungen des oben beschriebenen Mauzens, die zu hoher Intensität gesteigert sind und dadurch vielleicht auch im Klangcharakter verändert. Da Kingdon (1977) das Auftreten dieser Lautform während der Paarungszeit erwähnt, liegt diese Deutung nahe, denn ein entsprechender Sachverhalt ist bei anderen Feliden bekannt (Peters 1978). Dann können die Rufe auch in recht regelmäßig gereihten Serien ausgebildet sein.

Vergleich der Lautgebung des Karakal mit der anderer Feliden

Ein Vergleich des Lautrepertoires des Karakal und der Struktur seiner Lautäußerungen mit denjenigen anderer Feliden erscheint trotz der Lücken im ausgewerteten Material und in der Beobachtung des Lautgebungsverhaltens dieser Art zulässig. Da einige Lautformen adulter Tiere noch nicht und die Ontogenese der Lautgebung nur unvollständig bekannt sind, sei der vorläufige Charakter der anschließenden Aussagen jedoch betont.

Die Zusammensetzung des Lautrepertoires von Karakals entspricht grundsätzlich der, wie sie auch von anderen kleinen Feliden bekannt ist (vgl. Reschke 1960, Tembrock 1970, Wemmer & Scow 1977); Karakals setzen Lautäußerungen in den gleichen Situationen als Verständigungsmittel ein wie beispielsweise Hauskatzen — allerdings mit einer Ausnahme, dem wah-wah-Laut. Diese Lautform ist nur bei wenigen anderen Feliden ausgebildet und fehlt beispielsweise allen Arten der Gattung *Felis* (sensu Ewer 1973, Leyhausen 1979). Soweit bisher bekannt, bilden *Felis*-Arten in den entsprechenden Verhaltenszusammenhängen auch keine dem wah-wah-Laut funktional äquivalente Lautäußerung aus, hier erfolgt gar keine stimmliche Äußerung. Das ursprünglich von Schwangart (1933) bei der Hauskatze beschriebene Schnattern, bei dem die schnell rhythmisch sich öffnenden und schließenden Kiefer ein Geräusch erzeugen, wird von Leyhausen (1979: 39) als Übersprungsbewegung eingeordnet, es tritt aber nicht in den für den wah-wah-Laut typischen Situationen auf. Der wah-wah-Laut wurde zwar bisher nur beim Puma beschrieben (Peters 1978), ist jedoch mit Tonbandaufnahmen für andere Felidenarten belegt, so u. a. bei der asiatischen Goldkatze (*Profelis temmincki*), der afrikanischen Goldkatze (*Profelis aurata*) (Tonkin pers. Mitt.) und dem Jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*). Sehr wahrscheinlich kommt diese Lautform auch beim eurasischen Luchs (*Lynx lynx*) vor, bei wenigen anderen Arten erscheint ihre Ausbildung möglich. *Lynx lynx* besitzt außerdem auch das Schnattern, das bei juvenilen und adulten Tieren in den gleichen Verhaltenszusammenhängen wie bei der Hauskatze auftritt — ein wichtiger indirekter

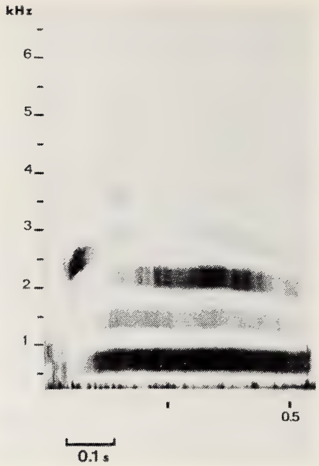


Abb. 7: Mauzen eines adulten ♀ der Hauskatze (*Felis silvestris* f. *catus*) (I). Der Unterschied zu den entsprechenden Lauten des Karakal in Abb. 1 ist deutlich.

Hinweis darauf, daß diese beiden Lautformen funktional nicht äquivalent sind.

Die deutlich ausgeprägte rhythmische Amplitudenmodulation in vielen klanghaften Mauzlauten juveniler Karakals (weniger bei adulten Tieren) und die teilweise damit koordinierte Amplitudenmodulation sind Strukturmerkmale, die sich bisher in den entsprechenden Lauten bei Arten der Gattung *Felis* nicht nachweisen ließen (Abb. 7 und 8a—c). Die Mauzlaute juveniler afrikanischer Goldkatzen besitzen einen Karakals sehr ähnlichen Aufbau (Tonkin pers. Mitt.), und auch bei jungen Jaguarundis sind entsprechende Laute bekannt. Da bisher die Lautäußerungen juveniler asiatischer Goldkatzen unbekannt sind, ist keine Aussage zur Ausbildung dieser Merkmale in ihren Mauzlauten möglich. Einen ähnlichen Lautaufbau fand ich auch in den Mauzlauten juveniler *Leopardus tigrinus*, und bei einigen anderen Arten tritt er wahrscheinlich auch auf; er ließ sich außerdem in den Mauzlauten adulter *Profelis aurata* nachweisen. Eine weitere bemerkenswerte Struktureigenschaft der Mauzer juveniler und adulter Karakals ist die im Vergleich mit entsprechenden Lautäußerungen von *Felis* intensivere Ausbildung hoher Frequenzen. Dadurch klingen die Mauzlaute junger Karakals heller als die Rufe gleichalter *Felis*, und auch das Mauzen adulter Tiere ist meist heller im Klang als beispielsweise das körperlich kleinerer Hauskatzen.

Ohne die hier vorgelegten Befunde überzubewerten, zeigen sie doch erneut, daß eine Zusammenfassung aller Feliden (mit Ausnahme der zu den Gattungen *Panthera*, *Neofelis* und *Acinonyx* zu zählenden Arten) im Genus *Felis*, wie sie neuerdings auch Corbet & Hill (1980) wieder vornehmen, nicht sinnvoll ist. Gleiches gilt für die jüngst veröffentlichte Zusammenstellung von Honacki et al. (1982), die hiervon nur insofern abweichen, als sie die Luchse (ein-

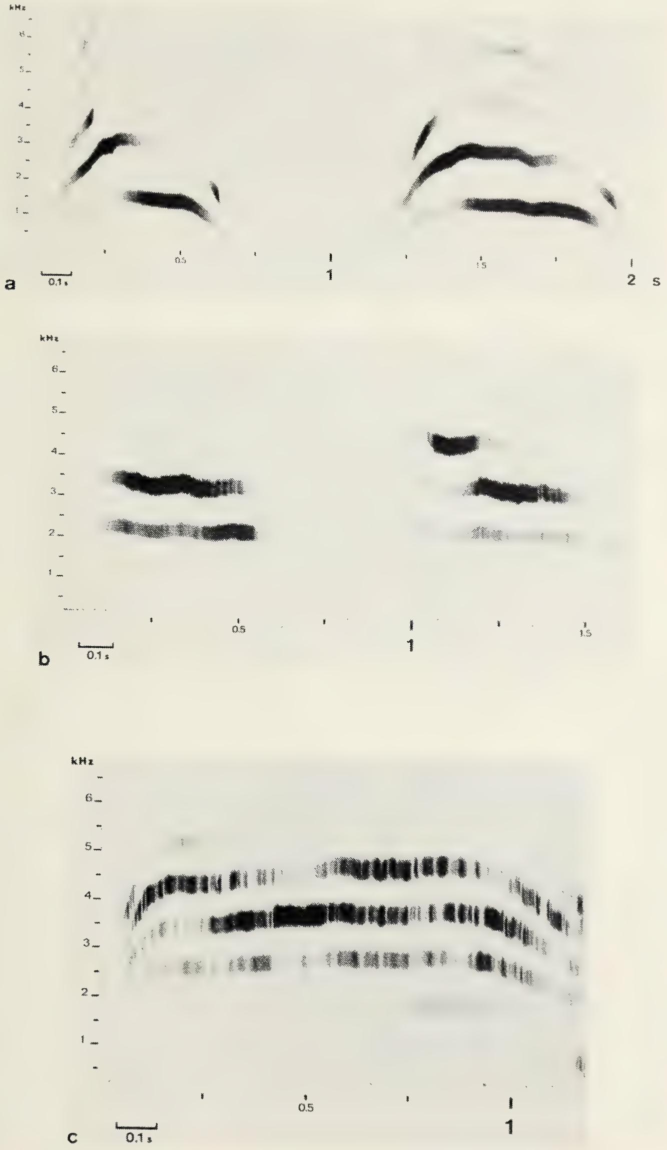


Abb. 8: Mauzlaute juveniler *Felis* (I). — a: junge Hauskatze, 1 Woche alt; b: junge Hauskatze, 3 Wochen alt; c: Jungtier von *Felis margarita scheffeli*, 6 Tage alt. — Nur der in Abb. 4a gezeigte Laut junger Karakals ist den Rufen juveniler *Felis* recht ähnlich, ansonsten bestehen erhebliche strukturelle Unterschiede.

schließlich des Karakal!) als eigenständige Gattung *Lynx* aufführen. Hierzu stellte schon Ewer (1973: 409) treffend fest ‚. . . *Felis* . . . certainly is a heterogeneous assemblage of species by no means equally closely related to each other. The attempt to circumvent the difficulty by a welter of subgenera does not appeal to me as a satisfactory solution either.' Eine engere Beziehung des Karakal zu Arten des Genus *Felis* (sensu stricto) wie etwa *Felis silvestris* oder *Felis margarita* besteht nicht, auch ist eine von Heptner & Sludskij (1980) vermutete Zwischenstellung zwischen *Felis* und *Lynx* wenig wahrscheinlich. Werdelin (1981) vertritt aufgrund von Untersuchungen an rezenten und fossilen Schädeln die Auffassung, daß der Karakal deutlich vom Genus *Lynx* zu trennen und in eine eigene Gattung zu stellen ist.

Mehrere voneinander unabhängige Merkmale der Lautgebung des Karakal deuten auf eine Beziehung zur Gattung *Profelis*, den Goldkatzen; Leyhausen (1973, 1979) faßt ihn sogar als zu diesem Genus gehörig auf, in das er auch den Puma eingliedert. Hemmer (1978) sieht diese Auffassung als unbegründet an und verweist darauf, daß Ähnlichkeiten des Karakal im Schädelbau mit Puma und Goldkatzen plesiomorphe Merkmale betreffen. Vielmehr weisen seiner Ansicht nach Übereinstimmungen im Zungenaufbau (Sonntag 1923), in der relativen Dauer der Tragzeit (Hemmer 1976) und besonders im Chromosomen-Bandenmuster (Wurster-Hill 1973, Wurster-Hill & Gray 1973) auf Beziehungen zu den Arten des Genus *Felis* (sensu stricto) sowie der Gattung *Lynx*.

Diese sich widersprechenden Befunde lassen sich gegenwärtig nicht so interpretieren, daß man zu einer eindeutigen, gesicherten Aussage über die systematische Stellung des Karakal gelangen könnte. Es erscheint aber angebracht, hierbei in größerem Maße als bisher Merkmale des Verhaltens zu berücksichtigen (Rosevear 1974: 380f.); Lautäußerungen als genetisch fixierten, arttypischen Verhaltensmerkmalen kommt dabei eine wesentliche Bedeutung zu.

Abschließend noch eine Bemerkung zu den in einigen Strukturmerkmalen des Gurrens nachgewiesenen signifikanten Unterschieden zwischen einigen Individuen (in anderen Struktureigenschaften scheinen solche im Mauzen möglich): eine experimentelle Prüfung, ob die Tiere diese Merkmale wirklich zum gegenseitigen individuellen Erkennen nutzen, erscheint kaum durchführbar. Die Entstehung dieser strukturellen Unterschiede ist weder im Bezug auf den Vorgang der Lautartikulation noch hinsichtlich ihres stammesgeschichtlichen Anpassungswerts klar — falls ein solcher überhaupt existiert; denn dieses Phänomen könnte einfach auf Unterschieden in den Abmessungen des lautbildenden und -ausformenden Apparats bei den einzelnen Tieren beruhen, ohne daß es in der Verständigung genutzt werden müßte. Sollten Karakals (und weitere Felidenarten, wie vorher erwähnt) die Strukturunterschiede im Gurren jedoch in der genannten Weise nutzen können, so würde dies ein sehr feines zeitliches Auflösungsvermögen des Gehörs und der nachgeschalteten verarbeitenden Zentren dieser Arten bedeuten.

Danksagung

Die in dieser Untersuchung ausgewerteten Tonbandaufnahmen entstanden in den Zoos von Berlin, Duisburg, Rotterdam und Stuttgart. Den Direktionen dieser Zoos sowie den jeweiligen Raubtierpflegern möchte ich für die Unterstützung meiner Arbeit danken, ebenso den vielen anderen europäischen Zoos, in denen ich Feliden beobachten konnte. Eine breite Kenntnis der Lautgebung der Feliden erlangte ich am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Arbeitsgruppe Wuppertal, wo ich besonders Herrn Prof. Dr. P. Leyhausen und Frau B.A. Tonkin wesentliche Anregungen verdanke. Meinem Kollegen Dr. R. Hutterer danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Zusammenfassung

Eine vorläufige lautspektrographische Analyse der Lautgebung juveniler und adulter Karakals zeigt, daß das Lautrepertoire dieser Art im wesentlichen dem anderer kleiner Feliden entspricht, daneben aber auch spezifische Ausbildungen aufweist: Karakals haben einen wah-wah-Laut, und die Mauzlaute juveniler (und adulter) Tiere zeigen eine charakteristische Frequenz- und Amplitudenmodulation. Diese Merkmale finden sich nur bei einer relativ kleinen Anzahl anderer Felidenarten und unterscheiden den Karakal deutlich von den Arten des Genus *Felis* (sensu stricto); Eigenheiten der Lautgebung stellen ihn dagegen in die Nähe der Gattung *Profelis*, der Goldkatzen. Im Aufbau einer Lautform treten signifikante individuelle Unterschiede auf, bei einer weiteren sind sie in anderen Strukturmerkmalen wahrscheinlich.

Summary

A preliminary report on the vocal repertoire of the caracal, *Caracal caracal* (Schreber, 1776)

Based on observations and tape recordings of vocalization in captive caracals a preliminary study of the species' vocal repertoire is presented. Sound spectrographic analysis established several vocal forms belonging to the 'basic' felid repertoire: miaowing, gurgling, hissing, growling. Another vocalization of the caracal, the wah-wah call, is only known in a few other felid species. Caracals have more basic felid vocal forms than presented here which could not yet be recorded on tape (e.g. spitting, purring), and there may be vocalizations peculiar to this species not observed in this study. In juveniles only their equivalents of adult miaowing were recorded but they have more vocal types, including a fully developed repertoire of agonistic vocalizations.

A comparison of the caracal's vocalization with that of other felids reveals some marked differences from the structure of juvenile and adult miaowing in species of the genus *Felis* (sensu stricto). Moreover, the wah-wah call is not known in any *Felis* species. There are structural similarities to vocalizations of the golden cats, genus *Profelis*. Significant individual-specific differences exist in some structural characteristics of gurgles of *Caracal*. It is, however, not known whether caracals actually use these for individual recognition.

Literatur

Ansell, W.F.H. (1978): The mammals of Zambia. — The National Parks & Wildlife Service, Chilanga.

Brehm, A. (1915): Brehms Tierleben. Allgemeine Kunde des Tierreichs. (Neubearb. von L. Heck & M. Hilzheimer). 12. Bd. Die Säugetiere. 3. Bd. — Bibliographisches Institut, Leipzig & Wien.

Busch, H. (1975): Analyse von Abwehr-Zischgeräuschen verschiedener Tierarten. — Staatsexamensarbeit, Zool. Inst. Univ. Köln (unveröffentlicht).

Corbet, G.B., & J.E. Hill (1980): A world list of mammalian species. — British Museum (Natural History), London.

Denis, A. (1964): Cats of the world. — Constable, London.

Ehret, G. (1980): Development of sound communication in mammals. — In: Rosenblatt, J.S., R.A. Hinde, C. Beer & M.-C. Busnel (Eds.): Advances in the study of behavior, Vol. 11, 179—225. — Academic Press, London & New York.

Ewer, R.F. (1973): The carnivores. — Weidenfeld & Nicolson, London.

Guggisberg, C.A.W. (1975): Wild cats of the world. — David & Charles, Newton Abbot & London.

Härtel, R. (1975): Zur Struktur und Funktion akustischer Signale im Pflegesystem der Hauskatze (*Felis catus* L.). — Biol. Zbl. 94: 187—204.

Harrison, D.L. (1968): The mammals of Arabia. Vol. 2. — Benn, London.

Hemmer, H. (1976): Gestation period and postnatal development in felids. — In: Eaton, R.L. (Ed.): The world's cats, Vol. 3, 143—165. — Carnivore Research Institute, Seattle.

— (1978): The evolutionary systematics of living Felidae: present status and current problems. — Carnivore 1: 71—79.

Heptner, V.G., & A.A. Sludskij (1980): Die Säugetiere der Sowjetunion. Bd. 3: Raubtiere (Feloidea). — Fischer, Jena.

Honacki, J.H., K.E. Kinman & J.W. Koeppl (Eds.) (1982): Mammal species of the world. — Association of Systematic Collections, Lawrence.

Hulley, J.F. (1976): Maintenance and breeding of captive jaguarundis (*Felis yagouaroundi*) at Chester Zoo and Toronto. — Int. Zoo Yb. 16: 120—122.

Kingdon, J. (1977): East African mammals: an atlas of evolution in Africa. Vol. 3 A. — Academic Press, London & New York.

Klingholz, F., & H. Meynhardt (1979): Lautinventare der Säugetiere — diskret oder kontinuierlich? — Z. Tierpsychol. 50: 250—264.

Kralik, I. (1967): Breeding the caracal lynx *Felis caracal* at Brno Zoo. — Int. Zoo Yb. 7: 152.

Krishne Gowda, C.D. (1967): A note on the birth of caracal lynx *Felis caracal* at Mysore Zoo. — Int. Zoo Yb. 7: 133.

Leyhausen, P. (1973): Verhaltensstudien an Katzen. — Z. Tierpsychol., Beiheft 2, 3. Aufl.: 1—232.

— (1979): Katzen, eine Verhaltenskunde. — Parey, Berlin & Hamburg.

Osborn, D.J., & I. Helmy (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). — Fieldiana Zool., n.s. 5: I—XIX, 1—579.

Peters, G. (1978): Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae). — Spixiana, Suppl. 1: 1—206.

— (1981): Das Schnurren der Katzen (Felidae). — Säugetierk. Mitt. 29: 30—37.

Rautenbach, I.L., D.A. Schlitter & G. de Graaff (1979): Notes on the mammal fauna of the Augrabies Falls National Park and surrounding areas, with special reference to regional zoogeographical implications. — Koedoe 22: 157—175.

Reschke, B. (1960): Untersuchungen zur Lautgebung der Feliden. — Diplomarbeit, Zool. Inst. Humboldt-Univ. Berlin (unveröffentlicht).

Schaller, G.B. (1972): The Serengeti lion — a study of predator—prey relations. — Chicago University Press, Chicago & London.

Schwangart, F. (1933): Hund und Katze. Anregung und Beitrag zur vergleichenden Heimtierforschung. — Z. Hundeforsch. 3: 65—101.

Scoville, R., & G. Gottlieb (1978): The calculation of repetition rate in avian vocalizations. — Anim. Behav. 26: 962—963.

Smithers, R.H.N. (1971): The mammals of Botswana. — Trustees of National Museums of Rhodesia, Salisbury.

Sonntag, C.F. (1923): The comparative anatomy of the tongues of the Mammalia. VIII. Carnivora. — Proc. zool. Soc. Lond. 1923: 129—153.

Stuart, C.T. (1981): Notes on the mammalian carnivores of the Cape Province, South Africa. — Bontebok 1981, 1: 1—58.

Tembrock, G. (1963): Acoustic behaviour of mammals. — In: Busnel, R.-G. (Ed.): Acoustic behaviour of animals, 751—786. — Elsevier, Amsterdam, London & New York.

— (1970): Bioakustische Untersuchungen an Säugetieren des Berliner Tierparkes. — Milu 3: 78—96.

Wemmer, C., & K. Seok (1977): Communication in the Felidae with emphasis on scent marking and contact patterns. — In: Sebeok, T.A. (Ed.): How animals communicate, 749—766. — Indiana University Press, Bloomington & London.

Werdelin, L. (1981): The evolution of lynxes. — Ann. zool. fenn. 18: 37—71.

Wurster-Hill, D.H. (1973): Chromosomes of eight species from five families of Carnivora. — J. Mammal. 54: 753—760.

— & W. Gray (1973): Giemsa banding patterns in the chromosomes of twelve species of cats (Felidae). — Cytogenet. Cell Genet. 12: 377—397.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gustav Peters, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Les oiseaux reproducteurs des îles de São Tomé et Principe: Liste systématique commentée et indications zoogéographiques

par

RENÉ DE NAUROIS

La dernière en date parmi les études d'ensemble consacrées aux Oiseaux du Golfe de Guinée est celle de Dean Amadon en 1953. Ce travail est basé principalement sur la collection rassemblée en 1928 et 1929 par José Correia et son épouse aux îles de Fernando Po, Principe, S. Tomé et Annobon; mais il tient compte également de résultats auparavant publiés par Bocage (1891), T. Salvadori (1903, spécimens de L. Fea), Bocage (1903—1905, note récapitulative, spécimens de F. Newton et divers autres), D. Bannerman (1914, 1915, recherches de B. Alexander), D. Snow (1950). Il omet cependant les enseignements inclus dans l'abondant matériel ornithologique qui est encore (pour partie) contenu dans les musées de Lisbonne: Museu Bocage (aujourd'hui détruit) et collections du Centro de Zoologia da Junta de Investigacões do Ultramar.

Après cette étude magistrale de D. Amadon, et se fondant sur elle, trois publications ont présenté soit des listes faunistiques soit des estimations chiffrées. Ce fut d'abord un article de Terrel H. Hamilton & Neal E. Armstrong (1965) où est proposée une interprétation de la diversité faunistique en fonction, pour chaque île, de sa surface, de l'altitude, de son point culminant et de sa distance au continent voisin: c'est une analyse par les méthodes statistiques (régression multiple) où les nombres d'espèces sont empruntés aux tableaux dressés par Amadon. Ce fut ensuite le savant ouvrage de R.E. Moreau (1966) où un chapitre est consacré à la composition des peuplements dans les îles du Golfe de Guinée et à leurs affinités et origines géographiques: ici encore les nombres d'espèces sont à peu de chose près ceux indiqués par D. Amadon. C'est enfin l'ouvrage posthume du regretté David Lack (1976) qui présente en Appendice un tableau des espèces mentionnées par D. Amadon, par D. Snow et par C. H. Fry (1961), ce tableau étant assorti de remarques critiques pour celles de ces formes dont l'auteur soupçonne soit qu'elles ont pu être introduites soit qu'elles ne sont pas sûrement résidentes.

Les prospections que j'ai effectuées entre 1963 et 1973 permettent de cerner les problèmes de plus près. Je ne saurais apporter, dans les limites de la présente étude, les multiples précisions acquises en ce qui concerne les habitats, les régimes alimentaires, comportements et modes de reproduction: pour partie, ces données nouvelles ont été publiées dans divers articles cités en référence; le reste est en préparation. Je me bornerai ici, dans une première partie, à un décompte. D'abord celui des espèces réellement nicheuses, aussi bien celles qui, dûment identifiées dans le passé, n'ont pas cessé d'être observées; mais aussi celles dont on pouvait craindre qu'elles aient disparu et qui ont été retrouvées, celles enfin qui sont nouvellement arrivées ou qui, plus anciennes, échappèrent à l'attention de mes prédécesseurs. Dans une seconde partie seront énumérées les espèces qui n'ont pas été retrouvées depuis plusieurs décennies, voire depuis un siècle, et pour lesquelles on doit redouter qu'elles ne soient aujourd'hui éteintes; un rappel du nombre des espèces nouvelles permettra de dresser un bilan et de porter un jugement d'ordre non seulement quantitatif mais aussi, au vu de la diminution du nombre des endémiques, d'ordre qualitatif: dans quelle mesure et à quel point de vue doit-on dire qu'il y a eu enrichissement ou plutôt appauvrissement? Une troisième partie traitera de certains facteurs d'ordre géographique et climatique dont la prise en considération permet de mieux comprendre la diversité faunistique des îles quand on la compare à celle d'autres archipels où les conditions sont différentes. Ne sont pris en considération dans la présente étude que les oiseaux «de terre» (land birds) et de rivages (shore birds) à l'exclusion des 5 ou 6 espèces d'oiseaux de mer qui sont reproductrices dans les îles et dans les îlots: *Phaeton lepturus*, *Sula leucogaster*, *Sterna fuscata*, *Anous stolidus*, *Anous minutus*, peut-être *Sterna anaethetus*, peut-être même *Occeanodroma castro*.

Avant de procéder à cet inventaire faunistique, il convient de donner quelques indications sur les positions géographiques des îles ainsi que sur leurs caractéristiques climatiques. D'origine éruptive, ces îles «océaniques» (origine à l'époque tertiaire) sont comprises: pour S. Tomé entre les longitudes Est 06°28' et 06°45' et les latitudes 0°00'25'' S et 0°24'30'' N; pour Principe entre les longitudes Est 7°20'17'' et 7°27'17'' et les latitudes N 1°32'71'' et 1°42'06''. Leurs superficies sont de 857 km² pour la première, 139 km² pour la seconde. Leurs points culminants sont à 2024 m au Pico de S. Tomé, 948 m au Pico de Principe. Les vents dominants de SW déterminent, sur S. Tomé principalement, deux régions très distinctes: les versants au SW (au vent) où les précipitations atteignent 4 à 5000 mm par an (forêt dense, avec lambeaux de forêt primaire) et les versants au NE (sous le vent) où les totaux annuels s'abaissent à 1500, 1000, 600 mm (savane, plantations, mangroves). Il y a 2 saisons pluvieuses: de février à mai (inclus) et de septembre (inclus) à décembre. A S. Tomé la saison «sèche» (gravana) de 3 mois est encore pluvieuse dans le centre (effet du relief) et sur les versants S (au vent); la petite saison «sèche» (gravanito) de janvier est caractérisée par des précipitations moins importantes que celles des saisons humides. Le climat de Principe diffère peu de celui de l'île voisine.

I — Liste systématique commentée

1° — Espèces reproductrices à l'époque des dernières recherches: 1963—1973

Phalacrocoracidae

S. Tomé: *Phalacrocorax africanus* (Gm.), assez abondant, côtes et lagunes.

Ardeidae

S. Tomé et Principe: *Bubulcus ibis* (L.), très abondant, presque ubiquiste aux altitudes basses — *Butorides striatus atricapillus* (Afzelius), abondant, zones marécageuses, bords de cours d'eau à l'intérieur des terres, alt. basse. — *Egretta gularis* (Bosc), bord de mer.

Principe: *Ixobrychus minutus payesii* (Hartlaub), reproduction prouvée pour la première fois en 1971 (1 cas), peut-être seulement occasionnelle (?); marais: alt. basse.

Threskiornithidae

Principe: *Bostrychia olivacea rothschildi* (Bannerman), une observation par Daniel Nunez en 1970 devra être confirmée; l'espèce était assez abondante au milieu du siècle dernier (Keulemans 1866, Dohrn 1866); un spécimen fut encore obtenu par Fea (in Salvadori 1903) en 1899. N'est peut-être pas éteinte (v. Naurois 1973)?

Accipitridae

S. Tomé et Principe: *Milvus migrans parasitus* (Daudin), assez abondant; identifié à Principe par F. Frade, reproduction prouvée par R. de N. en 1970 (sous presse); forêts; alt. basse et moyenne.

Phasianidae

S. Tomé: *Coturnix delegorguei histrionica* Hartlaub, assez abondante, en savane, alt. basse. — *Numida meleagris* Pallas, peu abondante, en savane (Naurois 1982).

Rallidae

S. Tomé et Principe: *Gallinula chloropus brachyptera* Brehm; assez abondante à S. Tomé, moins abondante à Principe; reproduction découverte par R. de N. en 1969; marais et lagunes; alt. basse et moyenne.

S. Tomé seulement: *Gallinula angulata* Sundevall, rare, identifiée pour la première fois par F. Frade; sérieux indices de reproduction trouvés par R. de N. en 1971 et 1972 (Naurois en préparation); alt. basse.

Columbidae

S. Tomé (5 espèces dont 3 sous-espèces endémiques): *Aplopelia larvata sim-*

plex (Hartlaub), abondante, strate inférieure, altitude moyenne et basse — *Columba malherbii* J. & F. Verreaux, abondante par endroits, strate supérieure, altitude moyenne et basse — *Columba (arquatrix) thomensis* Boc., devenue rare, altitude haute; forêt primaire et primaire secondarisée; alt. haute. — *Streptopelia senegalensis* (L.), abondante; alt. basse, en savane — *Treron (australis) sancti-thomae* (Gm.), assez abondant, forêt primaire et secondaire; alt. moyenne.

Principe (4 espèces dont 2 sous-espèces endémiques): *Aplopelia larvata principalis* (Hartlaub), bien distincte de la forme de S. Tomé, très abondante, strate inférieure, alt. basse — *Columba malherbii*, très abondante, strate moyenne et supérieure, alt. moyenne et basse — *Streptopelia senegalensis*, peu abondante, alt. basse, plantations abandonnées; alt. basse — *Treron australis virescens* Amadon, assez abondant, forêt dense; alt. moyenne.

Psittacidae

S. Tomé: *Agapornis p. pullaria* (L.), abondante, forêts et plantations; alt. moyenne — *Psittacus e. erithacus* L., rare et très localisé, présence et reproduction affirmées par informateurs dignes de foi (à vérifier); alt. basse.

Principe: *Psittacus e. erithacus* L., très abondant jusqu'à 1968; les effectifs ont ensuite diminué (usage des pesticides ?); forêts et plantations ombragées; alt. moyenne et basse.

Cuculidae

S. Tomé et Principe: *Chrysococcyx cupreus insularum* Chapin & Moreau, abondant à S. Tomé; peu commun à Principe; forêts et plantations ombragées; alt. moyenne et basse (v. Naurois 1979).

Strigiformes

S. Tomé: *Otus hartlaubi* (Giebel), endémique, rare, forêts denses, alt. basse, moyenne et haute. Un exemplaire seulement avait été obtenu par Correia en 1928; retrouvé par R. de N. en 1973 (près de 10 observations, plusieurs spécimens, v. Naurois 1975) — *Tyto alba thomensis* (Hartlaub), sous-espèce endémique, très voisine de *T. a. detorta* Hartert de l'archipel du Cap Vert, assez commune, forêts et voisinage humain; alt. basse (v. Naurois 1982).

Principe: *Otus hartlaubi*, très rare, présence à peu près certaine selon des informations recueillies par R. de N., alt. basse; preuves manquent encore pour la reproduction (v. Naurois 1975).

Alcedinidae

S. Tomé: *Corythornis cristata thomensis* Salvadori, commun, nicheur tant à 900 m qu'au niveau de la mer (obs. R. de N.), bords de cours d'eau; alt. basse et moyenne.

Principe: *Halcyon malimbicus dryas* Hartlaub, abondant, alt. basse; présent aussi sur l'îlot Boné de Joquei (Naurois 1975) — *Corythornis leucogaster nais* (Kaup), très abondant, alt. basse; n'est pas inféodé aux cours d'eau; sur le statut de ces deux *Corythornis* voir Fry & Naurois 1980.

Apodidae

S. Tomé et Principe (3 espèces dont 1 espèce endémique et 1 sous-espèce endémique): *Apus affinis bannermani* Hartert, abondant; alt. basse et moyenne; n'est pas exclusivement anthropophile (parfois nicheur au bord de la mer loin de toute habitation; chasse aussi en altitude) — *Chaetura thomensis* Hartert, assez abondante à S. Tomé, peu abondante à Principe; alt. basse; reproduction à S. Tomé (trous d'arbres) découverte en 1971 par R. de N. La présence d'une *Chaetura* à Principe avait été annoncée par F. Frade (1958); effectivement R. de N. obtint plusieurs spécimens dans cette île où il observa plusieurs fois des groupes d'oiseaux entrant et sortant des trous d'arbres — *Cypsiurus parvus* (Lichtenstein), abondant et anthropophile, alt. basse; noté pour la première fois à S. Tomé par H. Fry (1961), à Principe par S. Snow (1950); reproduction découverte par R. de N. en 1972.

Muscicapidae

S. Tomé (3 espèces endémiques): *Prinia molleri* Bocage, très abondant, presque ubiquiste; toutes altitudes — *Terpsiphone atrochalybeia* (Thomson), commun; alt. basse et moyenne — *Turdus o. olivaceofuscus* Hartlaub, très commun, plantations et forêts; toutes altitudes.

Nectariniidae

S. Tomé (2 espèces endémiques): *Dreptes thomensis* (Bocage), genre endémique (valide?), rare; alt. haute sur le versant E, toutes altitudes sur le versant W — *Nectarinia newtoni* Bocage, très commun, forêts, plantations et jardins; toutes altitudes.

Principe (2 espèces dont 1 endémique): *Nectarinia hartlaubi* Verreaux, abondant, forêts et plantations; alt. basse — *Nectarinia olivacea obscura* Jardine, abondant; alt. basse. Ces deux espèces occupent les mêmes habitats et nichent souvent à quelques mètres l'une de l'autre. L'étude de leurs niches écologiques respectives est encore à faire.

Zosteropidae

S. Tomé (1 espèce endémique; 1 sous-espèce endémique): *Speirops lugubris* (Hartlaub), très abondant, forêts et plantations ombragées; toutes altitudes — *Zosterops ficedulinus feae* Salvadori, peu commun, forêts denses et dégradées; alt. haute et moyenne.

Principe (1 espèce endémique; 1 sous-espèce endémique): *Speirops leucophae-*

us (Hartlaub), abondant; toutes altitudes — *Zosterops ficedulinus ficedulinus* Hartlaub, rare; Correia n'avait pu collecter que 2 spécimens et l'oiseau n'avait été aperçu ni par Frade ni par Snow; retrouvé par R. de N. (1 spećimen) à la Mesa (alt. 500 m). Les deux *Speirops* sont évidemment très proches de *Z. brunneus* de Fernando Po (endémique) et *S. melanocephalus* du Mt Cameroun (endémique), tous deux oiseaux d'altitude (v. Eisentraut 1973).

Carduelinae (1 espèce endémique avec 3 sous-espèces)

S. Tomé: *Poliospiza rufobrunnea thomensis* (Bocage), abondant, forêts; alt. basse et moyenne — *Serinus mozambicus tando* Sclater & Praed, peu abondant, savane; alt. basse.

Principe: *Poliospiza r. rufobrunnea* (G. Gray), assez abondant, paraît occuper une niche écologique un peu plus large à Principe que ne fait son homologue à S. Tomé (v. Naurois 1975).

Ilot Boné de Joquei: *Poliospiza rufobrunnea fradei* Naurois, très abondant; est presque le seul occupant de l'îlot (Naurois 1975).

Estrildinae

S. Tomé et Principe: *Estrilda astrild sousae* Reichenow, sous-espèce peu marquée, abondante; savane et clairières; alt. basse et moyenne — *Lonchura cucullata* (Swainson), (abondant localement à S. Tomé), savane, lieux habités; alt. basse.

S. Tomé seulement: *Uraeginthus angolensis* (L.), plutôt rare, savane arborée; alt. basse.

Principe seulement: *Nigrita bicolor brunnescens* Reichenow, plutôt rare, forêt secondaire et plantations. N'avait pas été retrouvé par Snow; retrouvé par R. de N.; alt. moyenne et basse.

Viduinae

S. Tomé et Principe: *Vidua macroura* (L.) assez abondant à S. Tomé, rare à Principe, prairies de savane, clairières et jardins; alt. basse.

Ploceinae

S. Tomé: *Coliuspasser albonotatus asymmetrurus* (Reichenow), peu abondant, localisé en quelques prairies de savane; identifié pour la première fois par F. Frade (1954); reproduction étudiée par R. de N. en 1969; alt. basse — *Quelea erythrops* (Hartlaub), assez abondant localement, savanes humides; alt. basse; était présent à Principe au siècle dernier — *Euplectes aureus* (Gm.), assez abondant localement, prairies de savane, clairières jusque dans les faubourgs de la ville de S. Tomé; alt. basse; statut encore imprécis (la population de l'île a pu coloniser la zone côtière du N de l'Angola) — *Euplectes hordeaceus* (L.), même distribution et même habitat que le précédent et que *Colius-*

passer albonotatus — *Textor velatus peixotoi* (Frade & Naurois), très commun, savanes; alt. basse — *Textor grandis* (Gray), endémique, commun, forêts et plantations; alt. basse et moyenne; ses affinités ne semblent pas être, comme on l'a cru pendant longtemps, du côté de *T. cucullatus* Müller (v. Naurois & Wolters 1975) — *Textor nigriceps* (Layard), découvert comme nicheur par R. de N. en 1970, peu commun et localisé, savane et lagunes (cf. les *Sitagra* sp. observés par Snow 1950 p. 587) (v. infra) — *Thomasophantes sanctithomae* (Hartlaub), genre endémique, très abondant, forêts et plantations; toutes altitudes.

Principe: *Textor princeps* (Bonaparte), endémique, très abondant; alt. basses et moyennes.

Sturnidae

S. Tomé (1 sous-espèce endémique): *Onychognathus f. fulgidus* Hartlaub, commun, forêts; alt. basses et moyennes.

Principe (2 espèces dont 1 endémique): *Lamprotornis ornatus* (Daudin), abondant, forêts; alt. basses et moyennes — *Lamprotornis s. splendidus* (Vieillot), abondant mais irrégulier; quand il envahit l'île (aux basses altitudes), venant évidemment du continent, il refoule alors l'espèce endémique plus haut en altitude. Plantations et voisinage humain; semble ne pas nicher tous les ans.

Oriolidae

S. Tomé (1 espèce endémique): *Oriolus crassirostris* Hartlaub, abondant, forêts; alt. moyennes.

Dicruridae

Principe (1 espèce ou sous-espèce endémique): *Dicrurus (adsimilis) modestus* Hartlaub, forêts, plantations et voisinage humain; assez peu abondant; alt. basses et moyennes.

«Incertae sedis»

Principe: *Horizorhinus dohrni* (Hartlaub), genre endémique, très abondant, forêt et plantations; alt. basse et moyenne. Paraît proche des *Illadopsis* (Timaliidae), mais le nid est différent.

2° — Espèces très probablement éteintes

A S. Tomé

Bostrychia bocagei (Chapin) — Collecté au siècle dernier sur la côte Ouest, puis (1 spécimen) en 1928—1929, plus haut en altitude (Correia); non retrouvé depuis lors; était le plus petit des représentants du genre *Bostrychia* (forme presque «naine»). Les 3 ou 4 spécimens du Musée Bocage (de Lisbonne) ont probablement été détruits par l'incendie de 1975.

Amaurocichla bocagei Sharpe — 3 spécimens furent encore collectés (Correia) en 1928—1929 (Amer. Mus. N.Y.); type au Brit. Mus.; 2 ou 3 spécimens disparurent du musée Bocage lors d'un incendie après 1910. Statut incertain: Sylviidé?

Lanius newtoni Bocage. Correia, en 1928—1929, put encore collecter une importante série d'exemplaires (Amer. Mus.); proche de *Lanius collaris* du continent voisin.

Neospiza concolor (Bocage): «This extraordinary bird», comme le désignait D. Bannerman (1953 II p. 1407), ne fut collecté qu'à 3 reprises par F. Newton, (v. Bocage 1903—1905). Un seul spécimen subsiste — le type — conservé au Brit. Mus. Les deux autres exemplaires (et non pas un seul exemplaire comme l'a cru D. Amadon) ont dû disparaître dans le récent incendie du Musée Bocage. L'étude morphologique (principalement celle de la structure du bec et celle de la coloration) montre, conformément à l'avis exprimé par D. Amadon, que cette interéssante forme est proche des *Poliospiza* (Carduelinae) et non des *Amblyospiza* (Ploceidae) (v. Naurois en préparation).

A Principe

Turdus olivaceofuscus xanthorynchus Salvadori. Correia en 1928—1929, n'obtint que 4 spécimens. Recherché en vain depuis lors.

Dans les deux îles des étendues montagneuses, de superficies non négligeables, n'ont jamais été prospectées, ou seulement de façon rapide et très partielle: à S. Tomé ce sont les pentes N et W du Pico, ainsi que les cîmes et hautes vallées au SW (jusqu'à la latitude du Cão Grande); à Principe ce sont les pentes abruptes du Pico et surtout le district tourmenté qui s'étend, sur près de 10 km, entre cette chaîne centrale et la côte Sud. Telle ou telle espèce pourrait donc réapparaître dans ces régions d'accès difficile, par endroits dangereux. *Bostrychia olivacea rothschildi* constitue un cas intermédiaire. N'eut été l'observation par D. Nunez (rapportée plus haut) d'un oiseau dont la description désignait bien un Ibis (et non un Courlis), j'aurais fait figurer l'oiseau sur la liste des espèces très probablement éteintes.

Total des espèces

Les énumérations ci-dessus conduisent aux résultats suivants: — Pour S. Tomé: 44 espèces; et, si l'on inclut comme je crois devoir le faire *Psittacus erithacus* et *Gallinula angulata*, 46 espèces. — Pour Principe (y compris *Ixobrychus minutus*): 31 espèces; chiffre qui s'élèvera à 33 si, à l'avenir, la survivance de *Bostrychia olivacea* est confirmée et si des preuves de reproduction pour *Otus hartlaubi* sont apportées.

II — Espèces disparues, espèces nouvelles, endémisme

Faire apparaître dans un tableau faunistique, en regard des éléments nouvellement découverts, d'autres éléments qu'il faut désormais rayer de la liste n'est pas chose très facile. Dans le passé certaines espèces ont pu être désignées de façon inadéquate . . . on les retrouve et croit découvrir une forme nouvelle; mais en réalité on ne fait qu'identifier correctement un animal qui avait déjà été rencontré, voire même collecté (oiseau en plumage d'immature par exemple). En sens inverse des espèces ont pu, autrefois, être enregistrées sans preuve suffisante de leur «résidence» ou de leur reproduction. Si un oiseau a été dûment reconnu comme endémique, il n'est évidemment pas indispensable d'avoir trouvé son nid; mais d'autres espèces ont parfois été classées comme résidentes (ou reproductrices) alors qu'elles n'étaient que des visiteurs plus ou moins réguliers. Quel critère adopter dans les cas où la découverte d'un nid ou d'un poussin, n'a pas été apportée? C'est ici que l'«instinct» du naturaliste doit s'exercer. Certains oiseaux sont connus pour leurs habitudes sédentaires. Si dans de telles conditions, des femelles présentent des gonades en plein développement, la preuve est apportée. Mais des comportements tels que de simples poursuites nuptiales ne suffisent pas! C'est ainsi que j'aurais hésité à accepter *Gallinula angulata* comme reproductrice à S. Tomé si, à la fois, de nombreux individus, isolés ou en groupe, n'avaient été observés par F. Frade et par moi-même; et si, de surcroît, des nids attribuables à cette espèce, tout à fait différents des nids de *G. chloropus*, n'avaient été notés à deux reprises.

A S. Tomé

La liste dressée par Amadon (1953 p. 439) comprend 47 espèces. De ce chiffre il convient d'abord de retirer les 4 oiseaux qui paraissent avoir disparu. Il faut aussi, à mon sens, retirer plusieurs autres espèces: les unes parce qu'elles n'ont sans doute jamais niché à S. Tomé; d'autres parce qu'elles furent mal ou incomplètement identifiées, l'appellation correcte ne s'étant imposée qu'à la suite des collectes récentes.

1 — A propos de *Clamator jacobinus pica* (Hemprich & Ehrenberg), Amadon écrit (p. 417): «Correia took one specimen . . . on Dec. 12; it was molting from immature to adult plumage . . . (it was the) first and only record . . . Whether it was a straggler or whether this cuckoo has become established on S. Tomé is impossible to say . . .». Or cet oiseau n'a été retrouvé ni par Snow ni par Frade ni par moi-même. Nous ne saurions l'admettre sur la liste.

2 — *Crex egregia* (Peters) a bien été collectée à plusieurs reprises, tant à Principe qu'à S. Tomé, mais aucun signe de reproduction n'a jamais été trouvé. Certains de ces oiseaux étaient d'ailleurs des immatures, extrêmement maigres, qui venaient évidemment d'atterrir sur l'île, en provenance du continent (v. Naurois: Les Rallidae des Iles S. Tomé et Principe, en préparation).

3 — Concernant *Rallus coerulescens* Gm. les renseignements font défaut, et ni Snow ni Frade ni moi-même n'avons observé ce Râle à S. Tomé.

4 — A propos d'*Estrilda (perreini) thomensis* Sousa, Amadon ajoute cette question: «. . . really from Sao Tomé?». De fait ni Correia ni aucun de ses successeurs n'a encore aperçu cette espèce. Il a dû y avoir confusion: le spécimen (d'après lequel la sous-espèce a été décrite) aurait-il été collecté sur le continent (Angola?) puis emballé dans une caisse contenant des oiseaux de S. Tomé? Il y a là une sorte de mystère.

5 — *Textor capitalis* (Latham) est cité par Amadon avec un point d'interrogation précédant le nom spécifique. C'est que le spécimen collecté par Correia n'était qu'un immature, attribué par Chapin au «*capitalis—melanocephalus* group». Bocage avait d'ailleurs reçu de S. Tomé, en 1861, un oiseau qu'il avait identifié comme *capitalis*. A son tour D. Snow avait observé en août une colonie en début de nidification: un seul oiseau (apparemment non collecté) était en plumage nuptial; et Snow, prudemment, l'avait inscrit comme *Sitagra* sp.? Il est facile aujourd'hui de corriger ce qui fut à peine une méprise. Ce n'est pas *T. capitalis*, mais *Textor velatus* qui existe à S. Tomé, en grande abondance, dans les savanes du N et jusque dans les faubourgs de la ville. Sa ponte commence effectivement à la mi-août (Frade & Naurois 1964).

6 — C'est encore Correia qui obtint en 1928—1929 une femelle de «*Ploceus cucullatus*». L'identification correcte des femelles est fort difficile dans ce groupe. De fait ce n'est pas *Textor c. cucullatus* que j'ai trouvé nicheur (en colonies, en deux ou trois localités de savanes) mais *T. (cucullatus) nigriceps*. Or j'ai plusieurs raisons de proposer une distinction spécifique entre le groupe *nigriceps* et celui des diverses races de *T. cucullatus*: moindre taille; pattern très différent du plumage dorsal (qui joue certainement un rôle décisif dans la reconnaissance des mâles par les femelles); particularités frappantes dans les distributions géographiques (en échiquier) des diverses formes, *cucullatus* ssp. d'une part, *nigriceps* ssp. d'autre part; différences dans la structure des nids et la coloration des oeufs; particularités éthologiques; enfin quasi absence d'hybrides. La question est encore à l'étude.

Il reste ainsi, sur la liste de D. Amadon, 37 espèces (47—10 = 37) dont la présence et la reproduction à S. Tomé est maintenant confirmée. Mais les recherches effectuées depuis 1929 ont augmenté ce total de 4 (ou 6) unités. Pour la clarté de l'exposé il convient de rappeler leurs noms et les noms de ceux qui les ont identifiées ainsi que les époques de capture:

— *Psittacus erithacus*, par R. de N. en 1973; mais les preuves données ont encore besoin de confirmation;

— *Gallinula angulata*, par F. Frade en 1954 puis R. de N. (indices de reproduction) en 1972;

— *Cypsiurus parvus*, par Fry en 1959, puis R. de N. (nidification) en 1970;

— *Coliuspasser albonotatus*, par F. Frade en 1954, puis R. de N. (nidification) en 1970;

— *Textor velatus*, par Frade en 1954, puis R. de N. en 1963;

— Enfin, si l'on admet la distinction spécifique ci-dessus proposée, *Textor nigriceps* ssp. (par R. de N. en 1970).

Trois de ces espèces ont pu ne coloniser S. Tomé qu'après 1929. Ce sont la seconde, la troisième et la cinquième. Le Martinet, s'il avait été présent avant cette date, aurait attiré l'attention de Correia. De même le plumage nuptial de *Coliuspasser albonotatus* aurait été remarqué par D. Snow; mais Snow passa peu de temps à S. Tomé et le Colius en «sparrow-like plumage» était difficilement identifiable. Quant à *Textor nigriceps* s'il s'écarte considérablement des formes les plus voisines — *T. cucullatus* de Fernando Po et *T. nigriceps collaris* d'Afrique Equatoriale — il ressemble suffisamment aux formes plus éloignées d'Afrique Orientale pour avoir pu coloniser S. Tomé ou y être introduit à une date postérieure à 1929.

Textor velatus peixotoi, en revanche, a dû évoluer sur place. Il s'est montré suffisamment différent des races continentales (encore qu'il soit très proche de *tahatali*) pour que paraisse justifiée une séparation taxinomique (sa taille est petite). B. Alexander ne l'a pas rencontré, mais sa visite fut de courte durée et consacrée surtout aux forêts de moyenne altitude. C'est F. Newton qui vers 1885 envoya à Lisbonne le petit Tisserin que Bocage crut devoir identifier comme *Textor capitalis* . . .

A Principe

D. Amadon compte 30 espèces mais ne manque pas d'ajouter pour *Agapornis pullaria* la mention «extirpated». Par ailleurs, il faut retirer de sa liste les 4 espèces suivantes: *Ceryle rudis*, *Riparia cincta*, *Turdus olivaceofuscus xanthorhyncus* et *Quelea erythrops*. L'avant dernier, déjà rare il y a 50 ans (Correia), est très probablement éteint. Pour les deux premiers D. Amadon ajoute entre parenthèses: « . . . straggler?» Effectivement ces espèces n'ont jamais été retrouvées à Principe. Le Ceryle portait un nom vernaculaire, mais aucun indice de reproduction ne fut jamais relevé pour lui — pas plus que pour l'Hirondelle. Nous sommes ainsi ramenés à 26 espèces, *Bostrychia olivacea* restant inclus (les cas de l'*Agapornis* et du *Quelea* appellent une remarque: il apparaît, à la lecture d'anciens auteurs — Chelmicki et Lopes de Lima — que ces oiseaux habitaient autrefois Principe).

Les espèces nouvelles sont donc au nombre de 6 (ou 7):

— *Bubulcus ibis*, découvert par F. Frade en 1954;

— *Ixobrychus minutus*, découvert nicheur par R. de N. en 1971 (occasionnel?);

— *Milvus migrans*, découvert par F. Frade en 1954 et par R. de N. comme reproducteur en 1970;

— *Gallinula chloropus*, découvert par F. Frade en 1954 puis par R. de N. comme reproducteur en 1970;

— *Streptopelia senegalensis*, découvert par D. Snow en 1949, puis par R. de N. comme reproducteur en 1970;

— *Chaetura thomensis*: présence prévue par F. Frade en 1954; identification par R. de N. en 1972;

— peut-être *Otus hartlaubi*, données rapportées par R. de N. en 1973.

Le total est ainsi porté à 31 (ou 32); (30 — 5 + 6 ou 7 = 31 ou 32).

Endémisme

Aucun genre endémique n'est commun à l'ensemble des deux îles.

Genres endémiques vivants propres à S. Tomé (2): *Dreptes (thomensis)*, si on ne l'absorbe pas dans *Nectarinia*; *Thomasophantes (sancti-thomae)*, si on ne l'absorbe pas dans *Ploceus*.

Genres endémiques probablement éteints propres à S. Tomé (2): *Amaurocichla (bocagei)*; *Neospiza (concolor)*.

Genre endémique vivant propre à Principe (1): *Horizorhinus (dohrni)*.

Espèces endémiques communes à S. Tomé et Principe (4 à 6, voire 7): *Aplopelia larvata*, avec les sous-espèces *simplex* à S. Tomé et *principalis* à Principe; *Otus hartlaubi* et *Chaetura thomensis*, si leur reproduction à Principe est confirmée; *Turdus olivaceofuscus*, avec la sous-espèce *olivaceofuscus* à S. Tomé et la sous-espèce *xanthorynchus*, probablement éteinte, à Principe; *Zosterops ficedulinus*, avec les sous-espèces *feae* à S. Tomé, *ficedulinus* à Principe; *Poliospiza rufobrunnea*, avec les sous-espèces *thomensis* à S. Tomé, *rufobrunnea* à Principe, *fradei* à l'îlot Boné de Joquei. *Columba malherbii*, endémique des trois îles S. Tomé, Principe et Annobon pourrait être ajoutée à cette liste.

Espèces endémiques vivantes propres à S. Tomé (8 ou 11): *Columba thomensis* (si on n'absorbe pas cette forme dans l'espèce *arquatrix*); *Treron sanctithomae* (si on n'absorbe pas cette forme dans l'espèce *australis*); *Otus hartlaubi*; *Chaetura thomensis*; *Prinia molleri*; *Terpsiphone atrochalybeia*; *Turdus olivaceofuscus; Nectarinia newtoni*; *Speirops lugubris*; *Euplectes aureus* (si la présence de cette forme en Angola n'est confirmée qu'au titre d'espèce introduite); *Oriolus crassirostris*.

Espèces endémiques probablement éteintes propres à S. Tomé (2): *Bostrychia bocagei*; *Lanius newtoni* (si ces deux formes ne sont pas absorbées dans les espèces *olivacea* et *collaris* respectivement).

Espèces endémiques vivantes propres à Principe (3 ou 4): *Nectarinia hartlaubi*; *Speirops leucophaeus*; *Lamprotornis ornatus*; *Dicrurus modestus* (si on n'absorbe pas cette forme dans l'espèce *Dicrurus adsimilis*).

Espèces endémiques éteintes propres à Principe: néant.

Sous-espèces endémiques vivantes propres à S. Tomé et Principe (3): *Chrysococcyx cupreus insularum*; *Apus affinis bannermani*; *Estrilda astrild sousae* (valide ?).

Sous-espèces endémiques vivantes propres à S. Tomé (7): *Coturnix delegorguei histrionica*; *Aplopelia larvata simplex*; *Tyto alba thomensis*; *Corythornis cristata thomensis*; *Zosterops ficedulinus feae* et *Poliospiza rufobrunnea thomensis* (déjà nommés aux espèces endémiques communes aux deux îles); *Onychognathus f. fulgidus*.

Sous-espèces endémiques éteintes propres à S. Tomé: néant.

Sous-espèces endémiques vivantes propres à Principe (7): *Bostrychia olivacea rothschildi* (si sa survivance est confirmée); *Aplopelia larvata principalis*; *Treron australis virescens*; *Halcyon malimbicus dryas*; *Corythornis leucogaster nais*; *Poliospiza r. rufobrunnea* et *P. r. fradei* déjà nommées aux espèces endémiques communes aux 2 îles.

Sous-espèces endémiques éteintes propres à Principe (1 ou 2): *Turdus olivaceofuscus xanthorynchus*, déjà nommé aux espèces endémiques communes aux deux îles; peut-être *Bostrychia olivacea rothschildi* déjà nommé aux sous-espèces endémiques vivantes.

Espèces non endémiques communes à S. Tomé et Principe (8 ou 9): *Bubulcus ibis*; *Egretta gularis*; *Butorides striatus atricapillus*; *Milvus migrans parasitus*; *Gallinula chloropus brachyptera*; *Streptopelia senegalensis*; *Psittacus e. erithacus* (si la reproduction à S. Tomé est confirmée); *Cypsiurus parvus*; *Vidua macroura*. (*Columba malherbii*, endémique de S. Tomé, Principe et Annobon ne saurait rentrer dans cette catégorie).

Les nombres de formes très probablement éteintes s'élèvent: pour S. Tomé, à 2 genres et 2 espèces endémiques; pour Principe, à 1 sous-espèce endémique (peut-être deux). En regard, les nombres de formes récemment découvertes s'élèvent: pour S. Tomé à 4 ou 5 espèces non endémiques et une seule sous-espèce endémique (c'est, je le rappelle, *Textor velatus peixotio*, en remplacement de *T. capitalis*); pour Principe à 5 espèces non endémiques, une espèce déjà comptée comme endémique de S. Tomé (*Chaetura thomensis*), peut-être une autre encore (*Otus hartlaubi*), également connue comme endémique de S. Tomé. Quantitativement les nombres d'espèces ont augmenté, mais d'un autre point de vue, qualitatif si l'on peut dire, des formes exceptionnellement intéressantes ont disparu. L'accroissement en diversité ne compense pas la perte en endémisme!

N.B.

Je crois utile, pour la clarté de l'exposé, d'énumérer les espèces de savane. Certaines d'entre elles ont pu être introduites (v. Lack 1976), mais les preuves, à ma connaissance, n'ont pas été fournies (les noms accompagnés d'un astérique désignent des espèces qui occupent aussi les clairières en forêt):

— A S. Tomé (15): *Coturnix delegorguei*; *Numida meleagris*; *Streptopelia senegalensis*; *Cypsiurus parvus*; *Serinus mozambicus*; *Estrilda astrild**; *Uraeginthus angolensis*; *Lonchura cucullata*; *Vidua macroura**; *Euplectes aureus*; *Euplectes hordeaceus*; *Coliuspasser albonotatus*; *Quelea erythrops*; *Textor v. peixotoi*; *Textor nigriceps*.

— A Principe (5): *Streptopelia senegalensis*; *Cypsiurus parvus*; *Nigrita bicolor* (forêt secondaire, plantations); *Estrilda astrild*; *Lonchura cucullata*.

III — Richesse faunistique et conditionnements géographiques

A São Tomé et Principe, compte tenu des superficies relativement faibles (832 et 136 km² respectivement) les nombres d'espèces sont élevés. C'est ce qui apparaît immédiatement quand on compare les avifaunes de ces îles à celles, par exemple, de l'Archipel du Cap Vert: 28 espèces seulement pour la plus grande, Santiago (991 km², altitude maximum 1300 m), très semblable à S. Tomé par l'étendue et le relief (v. Naurois 1969). Plusieurs raisons apparaissent immédiatement. La première est obvie: les distances au continent africain sont de 500 km pour Santiago, de 146 et 220 km respectivement pour S. Tomé et Principe.

Mais à cette cause s'ajoute, à mon sens, un autre facteur, d'ordre encore géographique mais très différent: la configuration de l'ensemble formé par les îles et le continent voisin, celui-ci étant considéré comme «source», ou «réservoir» d'où les oiseaux ont colonisé ces îles. Dans certaines espèces, genres ou familles, les oiseaux font preuve d'habitudes tellement sédentaires qu'ils ne quittent jamais leurs habitats continentaux. Chez d'autres espèces au contraire des individus voire des groupes s'aventurent . . . ou sont arrachés par les tempêtes et transportés vers les archipels. Encore faut-il qu'ils n'arrivent pas trop épuisés, et que ces «propagules» (pour utiliser une expression américaine) comprennent des animaux des deux sexes; mais aussi — et c'est le point sur lequel je voudrais insister — qu'ils se présentent avec des effectifs suffisamment forts. Ces envahisseurs en effet, à l'époque de leur arrivée, sont en situation de faiblesse. Sans transition, sans apprentissage préalable, ils tombent du ciel (c'est le cas de la dire) dans un milieu qui leur est étranger; circonstance aggravante, les premiers occupants, parce que déjà «indigénés», sont, eux, en position de force — au moins initialement! On conçoit facilement que nombre d'oiseaux aient atterri des milliers de fois dans des îles sans jamais pouvoir s'y maintenir: face à la double hostilité de l'environnement physique et de l'avifaune locale. C'est dire que la probabilité de succès, comme toute «probabilité composée» doit être tout ensemble une fonction inverse de la distance à parcourir à partir de la source — ce qui est admis comme évident — mais aussi une fonction directe et croissante de la longueur de côte continentale. Car c'est à partir d'une longue base, aussi enveloppante que possible, que des espèces pionnières peuvent non seulement converger vers les îles et — au moins une fois au cours des millénaires — avoir la chance d'y arriver quasi simultanément. C'est à dire en nombres suffisants pour survivre aux hécatombes inévitables de la période de fondation.

A cet égard, les îles du Cap Vert, sont défavorisées par rapport à celles du Golfe de Guinée. Parce qu'elles se trouvent placées en position excentrée, loin au large. Mais aussi loin au large d'un continent qui, précisément, leur présente une convexité. Fernando Po, Principe, S. Tomé et Annobon se situent au contraire à l'intérieur d'un golfe. Un golfe dont la profonde échancrure a facilement permis dans le passé la convergence des «propagules». J'aurai à revenir dans un travail ultérieur sur ce type d'avantage que procure la configuration géographique. Et j'espère prouver par des comparaisons chiffrées la justesse de la thèse.

Autres raisons: les niches écologiques sont — c'est presque évident — plus nombreuses (toutes choses égales d'ailleurs) en zone équatoriale qu'en zone sub-désertique. De ce point de vue le peuplement cap-verdien a certainement souffert, dans une mesure qu'il est difficile d'estimer, de la disparition au Pleistocène récent, d'une grande partie de son ancienne couverture végétale (taillis de type macaronésien). Ce qui a entraîné une diminution du nombre des niches écologiques. Diminution que l'extension ainsi provoquée des surfaces arides n'a pas pu compenser. Sur les îles du Golfe de Guinée le manteau forestier a certes subi, lui aussi, des modifications du fait des changements climatiques; mais c'est surtout l'action de l'homme qui en a réduit la superficie (pour la forêt primaire cette réduction a été des neuf dixièmes!). Or dans ces îles, parce qu'elles se trouvent à l'équateur, l'effet a été tout différent de celui produit au Cap Vert, par 16° Nord: des forêts secondaires, des forêts parcs, des taillis ont succédé à la formation initiale — au lieu de la seule steppe à herbe rase et à buissons épars! Bref, le nombre de niches écologiques a eu plutôt, de ce fait, tendance à augmenter!

Mieux encore. Un caractère commun aux îles du Cap Vert et à celles du Golfe de Guinée permet à la fois de pousser plus loin la mise en parallèle et de voir en même temps surgir des différences. C'est que, dans les deux cas, il y a un vent dominant et qu'il vient favoriser un versant: vent du N et du NE au Cap Vert (l'Alizé); vent du SW et du S à S. Tomé et Principe. Il suffit, pour la condensation par détente adiabatique, que les masses montagneuses dépassent 4 ou 500 m d'altitude aux latitudes sahariennes, 600 ou 800 m à l'Equateur. Au Cap Vert, au dessus de 4 ou 500 m, l'humidité des Alizés est suffisante pour entretenir une nébulosité presque permanente, donc aussi des condensations occultes et quelques précipitations. Ceci sur les versants «au vent». De même les vents de l'hémisphère austral (anticyclone, mousson de l'Atlantique Sud) déversent des hauteurs de pluies de plusieurs mètres sur les pentes «au vent» de S. Tomé et de Principe. C'est ici que l'analogie fait surgir un contraste. Au Cap Vert les versants sous le vent (au S et SW) ne reçoivent que des quantités d'eau minimes et irrégulières, qu'aucune espèce nouvelle ne peut mettre à profit. Car dans ces déserts «supplémentaires» la faune ne peut que demeurer appauvrie; le gain, si gain il y avait du fait de l'accroissement de surface, ne pourrait être que négligeable. Dans le Golfe de Guinée au contraire les versants au N, quoique «sous le vent» sont encore arrosés: 600 à 800 mm dans ce croissant de savane qui s'étend au Nord de l'île sur quelques dizaines de km en longueur et quelques centaines de m en largeur. D'où ce résultat remarquable: parce que les altitudes atteignent 2000 à S. Tomé et près de 1000 m à Principe, et (in sensu composito) parce qu'il y a un vent dominant, tout se passe finalement comme si deux îles se trouvaient accolées: l'une «au vent» avec sa faune de forêt dense et montant en altitude jusqu'au Nebelwald (Mistforest) inclusivement; l'autre «sous le vent» avec sa faune de savane en bord de mer. Le phénomène est particulièrement marqué à S. Tomé, en raison à la fois de la superficie plus grande et de l'altitude plus haute du massif montagneux (1800 m de commandement).

Ce sont là d'importants facteurs de diversité faunistique; sûrement plus efficaces par la complexification qu'ils déclanchent, que les seuls paramètres pris en compte dans l'analyse statistique qui a été proposée par nos collègues américains: surface, altitude, distance à la «source». Non point que cette analyse ne fournisse une première approximation, déjà fort suggestive (les calculs de Hamilton & Armstrong 1965 seront d'ailleurs repris sur la base des nouveaux chiffres d'espèces). Mais transformer en paramètres quantitatifs l'existence combinée de vents dominants et de barrières montagneuses dépassant 500 ou 800 m — et le faire sans trop compliquer l'outillage mathématique, sans rendre les calculs trop fastidieux, cela ne sera peut-être pas possible. L'intérêt du recours à des variables aléatoires, c'est-à-dire à des «distributions», des écarts-types et des droites de régression, ne consiste-t-il pas surtout dans l'écart, précisément, entre d'une part la «prédiction» statistique, d'autre part la réalité expérimentale (ici, ces constats que sont les nombres d'espèces trouvés sur chaque île)? Certes ce recours est utile. Il l'est aussi longtemps que les divers facteurs de variation n'ont pas encore été tous identifiés; qu'ils ne l'ont pas été qualitativement; et qu'ils n'ont pas été appréciés, estimés, pour leurs conséquences. Aussi longtemps, donc, qu'il nous est commode de faire entrer dans le calcul du «hasard» cela même dont le déterminisme nous échappe encore. Mais par l'analyse des divers facteurs géographiques, climatologiques et bio-géographiques, nous dépassons ce stade. La description plus fine des phénomènes, la classification plus naturelle des phénomènes, au delà de l'opacité que l'appareil statistique interpose entre l'esprit et la réalité objective, nous rapproche d'une «compréhension» directe et plus prégnante. Elle nous fait tendre effectivement vers notre idéal scientifique d'intelligibilité.

Conclusion

Avec au total 58 espèces, comprenant 3 genres, 22 espèces et 15 sous-espèces endémiques (5 espèces étant endémiques pour l'ensemble des deux îles), le Golfe de Guinée offre au naturaliste une riche matière à réflexion. Pour quelles raisons 2 genres, 2 espèces (peut-être 3) et 2 sous-espèces sont-elles arrivées (très probablement) à extinction depuis moins de 100 ans? Les raisons n'apparaissent pas encore clairement. Pour certaines formes l'exploitation du bois, entraînant la régression de la forêt primaire et la disparition préférentielle de certains arbres (surtout à la fin du siècle dernier et jusque vers 1930), a pu jouer un rôle. Mais ce phénomène de l'extinction est trop général dans le monde insulaire pour que l'explication par les coupes de bois soit suffisante. Tant d'espèces ont disparu au cours des derniers siècles; et tant d'espèces ont dû disparaître avant d'avoir été répertoriées. Nous n'assistons sans doute qu'à l'accélération d'un phénomène depuis longtemps inévitable, les variations séculaires des climats — réchauffement après la dernière glaciation, oscillations subséquentes (en particulier depuis l'«optimum climatique») — produisant leurs effets à retardement. Quoique lentes et progressives ces variations prendraient maintenant au dépourvu, sur des îles de dimensions petites, des espèces à effectifs déjà réduits. Les équipements génétiques de ces espèces ne leur permettraient plus de faire face aux adaptations nécessaires.

Quoi qu'il en soit, la richesse faunistique, sur ces îles équatoriales, est encore très élevée. C'est ce que font mieux ressortir les parallèles que l'on peut établir avec des îles comparables à certains égards, dissemblables à d'autres égards. Dans les limites de la présente étude cette comparaison n'a été etablie qu'avec la plus grande des îles du Cap Vert, de superficies et d'altitudes tout à fait analogues et soumise, comme celles du Golfe de Guinée, à un vent dominant. Dans les deux cas les précipitations affectent principalement un versant, celui qui reçoit le vent de plein fouet. Mais ni les distances à la «source» (continent africain) ni les configurations géographiques (disposition des côtes continentales face aux îles) ne sont les mêmes dans un cas et dans l'autre. En outre les latitudes, donc aussi les climats, diffèrent radicalement. D'où ces effets opposés: au Cap Vert désertification de la partie sous le vent; dans le Golfe de Guinée, juxtaposition d'une savane à une forêt dense. Aucun accroissement en richesse faunistique dans le premier cas, augmentation considérable dans le second.

Summary

Fifty-eight bird species inhabit São Tomé and Principe, among which 3 genera, 23 species and 15 subspecies are endemic (50 species had been listed with various comments by D. Amadon 1953). Some data are presented concerning the various habitats, habits and fates of these birds. Several highly interesting forms seem to have become extinct within the last 90 to 50 years, a phenomenon (not unique in the world alas!) which can be attributed partly to recent deforestation and partly to relative impoverishment of the genetic pools in such populations that are, at the present time, small in numbers of individuals and living on small islands. Nevertheless faunal diversitiy is still high. Comparisons with other archipelagoes illustrate this fact. As an example a comparaison is made with the Isle of Santiago in the Cape Verde Islands, which lies farther out in the Ocean and is differently situated topographically insofar as the continental coast faces the islands instead of partly encircling them as the Nigerian and Cameroun-Gabon coasts encircle the Gulf of Guinea islands.

Another factor is put in evidence: the fact that there are mountains of about the same altitude in the Cape Verde and the Gulf of Guinea islands and that in both cases a prevailing wind favours with humidity only one side of the islands. As a result the Cape Verde archipelago, that lies within the belt of semi-desert climate and is only poorly watered on its up-wind side, is extremely arid on its leeward side; whereas the Gulf of Guinea islands, because of their equatorial climate, become divided into two parts (or two ''juxtaposed islands''): one with rain-forest on their up-wind side, one savanna-like on their leeward side. Hence the total number of species is not increased in the Cape Verde islands whereas it is considerably increased in the Gulf of Guinea islands. These are only some of the factors at work that help to understand faunal diversity and trends of speciation.

Zusammenfassung

Die Inseln São Tomé und Principe im Golf von Guinea beherbergen 85 Vogelarten; Amadon führte 1953 50 Arten auf und machte eine Anzahl Anmerkungen über ihr Vorkommen. 3 Genera, 23 Spezies und 15 Subspezies sind auf den Inseln endemisch. In der vorliegenden Arbeit wird eine Reihe von Angaben über Habitat, Lebensgewohnheiten und Verbreitungsgeschichte dieser Vögel gemacht. Einige der interessantesten Formen scheinen während der letzten 90 bis 50 Jahre ausgestorben zu sein, eine (in der Welt leider nicht einzig dastehende) Erscheinung, die zurückzuführen ist teils auf die Entwaldung der Inseln, teils auf die Verarmung des Genpools, wie sie sich bei gegenwärtig individuenarmen und auf kleinen Inseln lebenden Populationen naturgemäß ergibt, die nun nicht mehr in der Lage sind, sich den klimatischen und anderen Umweltveränderungen anzupassen. Ein Vergleich mit anderen Inselgruppen bestätigt das.

Wie dem aber auch sei, die Vielfalt der Fauna der Inseln im Golf von Guinea ist noch sehr groß, wie ein Vergleich mit der an Fläche und Meereshöhe ähnlichen Insel Santiago im Kap-Verde-Archipel zeigt. Der Unterschied ist auf die Lage der Inseln zurückzuführen; zwar sind beide den herrschenden Winden ausgesetzt und an der windabgewandten Seite trockener, allein auf den im Halbwüstengürtel der Erde liegenden Kap-Verde-Inseln ist die windabgekehrte Seite extrem trocken, und auch die dem Wind zugekehrte Seite erhält nur wenig Niederschlag, während auf den Inseln im Golf von Guinea diese Seite Regenwald trägt und die windabgekehrte Seite mit Savanne bedeckt ist. Außerdem ist die Lage der letzteren Inseln im Winkel zwischen den Festlandküsten von Nigeria einerseits und von Kamerun-Gabun andererseits für eine Besiedlung durch Vö-

gel vom Festland her günstiger als die Lage der Kap-Verde-Inseln. Diese Umstände mögen neben anderen den Artenreichtum auf den Inseln im Golf von Guinea erklären.

Références

Amadon, D. (1953): Avian systematics and evolution in the Gulf of Guinea. — Bull. amer. Mus. nat. Hist. 100: 399—451.

Bannerman, D.A. (1914—1915): Report on the birds collected by the late Mr. Boyd Alexander (Rifle Brigade) during his last expedition to Africa. Parts I, II. — Ibis (10) 2: 596—631; (10) 3: 89—121.

— (1953): The birds of West and Equatorial Africa. 2 vol. — Oliver & Boyd, Edinburgh & London: XIV + VIII + 1526 pp.

Bocage, J.V. Barboza du (1891): Oiseaux de l'île de St. Thomé. — Jorn. Sci. math. phys. nat., Lisboa [à propos de *Textor capitalis*].

— (1903—1905): Contribution à la faune des quatre îles du Golfe de Guinée. — Jorn. Sci. math. phys. nat., Lisboa, (2) 7: 25—56, 65—97.

Chapin, J.P. (1932—1954): The birds of the Belgian Congo. 4 vol. — Bull. amer. Mus. nat. Hist. 65: 1—756, 75: 1—632, 75A: 1—821, 75B: 1—846.

Dohrn, H. (1866): Synopsis of the birds of Ilha do Principe with some remarks on their habits and description of new species. — Proc. zool. Soc. London 1866: 324—332.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 3: 428 pp., 5 pl.

Frade, F. (1922—1924): Notes d'ornithologie africaine. — Bull. Soc. port. Sci. nat., Lisbonne, 9.

— (1958): Aves e mamiferos das ilhas de São Tomé e do Principe. Notas de sistematica e de protecção à fauna. — Conferencia internacional dos Africanistas ocidentais, Zool. e Biol. animal, 4: 137—150.

— (1959): New records of non-resident birds and notes on some resident ones in São Tomé and Principe islands. — Proc. first pan-afr. orn. Congr., Ostrich Suppl. No 3: 317—320.

— & R. de Naurois (1964): Une nouvelle sous-espèce de Tisserin: *Ploceus velatus peixotoi*. — Garcia de Orta, Lisboa, 12 (4): 621—626.

— & J. Viera dos Santos (1977): Aves de S. Tomé e Principe (coleção do Centro de Zoologia). — Garcia de Orta Ser. Zool. 6 (1—2): 3—18.

Fry, C.H. (1961): Notes on the birds of Annobon and other islands in the Gulf of Guinea. — Ibis 103a: 267—276.

— & R. de Naurois (sous presse): (sur *Corythornis cristata thomensis* et *C. leucogaster nais*, en anglais). — Proc. 4th pan-afr. orn. Congr. 1980.

Hamilton, T.H., & N.E. Armstrong (1965): Environmental determination of insular variation in bird species abundance in the Gulf of Guinea. — Nature 207 (4993): 148—151.

Keulemans, J.G. (1866): Opmerkingen over de vogels van de Kaap-Verdische Eilanden en van Prins-Eiland in de Bogt van Guinea gelegen. — Nederl. Tijdschr. Dierk., Amsterdam, 3: 363—401.

Lack, D. (1976): Island biology, illustrated by the land birds of Jamaica. — University of California Press, Berkeley & Los Angeles: 445 pp.

Meise, W. (1967): Zur Speciation afrikanischer, besonders angolesischer Singvögel der Gattungen *Terpsiphone*, *Dicrurus* und *Malaconotus*. — Zool. Beitr. N.F. 14: 1—60.

Moreau, R.E. (1966): The bird faunas of Africa and its islands. — Academic Press, New York & London: 424 pp.

Naurois, R. de (1968—1969a): Problèmes concernant la Poule d'Eau (*Gallinula chloropus* L.) de l'Archipel du Cap Vert. — Bol. Soc. port. Ciênc. nat., Lisboa, (2) 12: 141—154.

— (1969b): Notes brèves sur l'avifaune de l'Archipel du Cap Vert; faunistique, endémisme, écologie. — Bull. Inst. fond. Afr. noire, Dakar, (A) 31 (1): 143—218.

— (1969c): Peuplements et cycles de reproduction des oiseaux de la côte occidentale d'Afrique (du Cap Barbas, Sahara Espagnol, à la frontière de la République de Guinée). — Mém. Mus. nat. Hist. nat., Paris, (A) 56: 312 pp.

— (1973): Les Ibis des îles de São Tomé et du Prince. Leur place dans le groupe des *Bostrychia* (= *Lampribis*). — Arqu. Mus. Bocage (2) 4 (5): 157—173.

— (1975a): Les Carduelinae des îles de São Tomé et Principe (Golfe de Guinée). — Ardeola, Madrid, 21: 903—931.

— (1975b): Le «Scops» de l'île de São Tomé *Otus hartlaubi* (Giebel). — Bonn. zool. Beitr. 26: 319—355.

— (1979): The Emerald Cuckoo of São Tomé and Principe Islands (Gulf of Guinea). — Ostrich 50: 88—93.

— (1982): Les Phasianidae des îles de São Tomé et do Principe. — Cyanopica 2 (3): 29—36.

— & H.E. Wolters (1975): The affinities of the São Tomé Weaver *Textor grandis* (Gray, 1844). — Bull. brit. Orn. Club 95 (3): 122—126.

Salvadori, T. (1903): Contribuzioni alla ornitologia delle isole del Golfo di Guinea, II: Ucelli dell'Isola d. S. Thomé. — Mem. Accad. Sci. Torino (2) 53: 1—45.

Snow, D. (1950): The birds of São Tomé and Principe in the Gulf of Guinea. — Ibis 92: 579—595.

Sousa, J.A. de (1888): Enumeração das aves conhecidas da Ilha de S. Tomé, seguida da lista das que existem da esta ilha no Museu de Lisboa. — Jorn. Sci. math. phys. nat., Lisboa, (1) 12: 151—159.

Adresse de l'auteur: Abbé R. de Naurois, 2 Allée des Daims, F-91800 Brunoy.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Vögel des (Süd-)Sudan: taxonomische und tiergeographische Bemerkungen

von

R. VAN DEN ELZEN und C. KÖNIG

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn,
und Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Fast dreißig Jahre sind vergangen, seit die letzte zusammenfassende Arbeit über Vögel des Sudan erschienen ist (Cave & Macdonald, 1955); dreißig Jahre, in denen die Erforschung der Ornis Ostafrikas beachtliche Fortschritte erzielte (Britton, 1980). Selbst das benachbarte, ebensowenig erforschte Äthiopien legte in jüngerer Zeit eine Avifaunenliste vor (Urban & Brown, 1971). Daß es im vor allem wegen politischer Wirrnisse schlecht bearbeiteten nordostafrikanischen Raum noch Neunachweise zu erbringen, ja neue Arten zu entdecken gibt, zeigen die Arbeiten von Ash (1973, 1974, 1977, 1979), Desfayes (1975) für Äthiopien, Cave (1974) und Nikolaus (1979, 1981) für den Sudan.

Die Arbeiten von Nikolaus (1982a) und Traylor & Archer (1982) erschienen erst nach Fertigstellung unseres Manuskriptes und konnten nicht mehr berücksichtigt werden. Der Vollständigkeit halber weisen wir darauf hin, daß sich im Field Museum, Chicago, eine umfangreiche Sudan-Aufsammlung (durch H. Hoogstraal) befindet, die bis heute unbearbeitet ist (St. Goodman, mdl.).

Historisches

Drei deutschsprachige Ornithologen trugen wesentlich zur Erforschung der Vogelwelt des Südsudan bei: Eduard Rüppell, Theodor von Heuglin und, in bescheidenem Ausmaß, Alexander Koenig. Die beiden letzten waren unseren Museen auf das engste verbunden. Heuglin schenkte einen Teil seiner Ausbeute dem Stuttgarter Naturalienkabinett, heute sind seine Bälge (darunter etwa 800 Vögel) im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS) untergebracht; Koenig legte mit seiner Ägypten- und Sudanausbeute (ca. 2500 Vogelbälge) den Grundstein zur Afrika-Sammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig Bonn (ZFMK).

Zweifellos war Heuglin der bedeutendste Kenner der sudanesischen Vogelwelt. Er hielt sich, mit Unterbrechungen, mehr als 10 Jahre in NO-Afrika auf. Er war nicht nur ein begeisterter und fleißiger Wissenschaftler (er publizierte über 100 Arbeiten), der exakte Beschreibungen lieferte, sondern auch ein

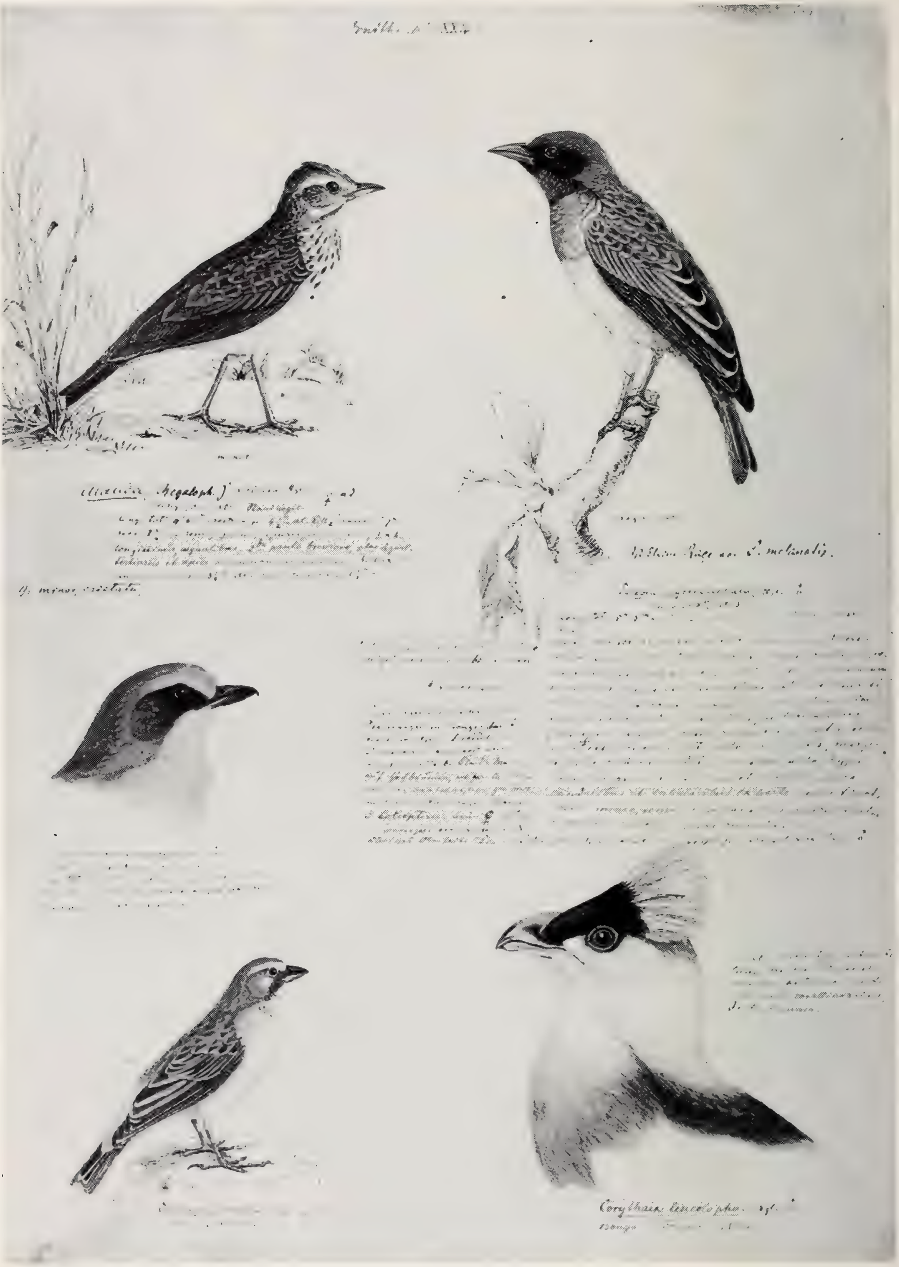

Megaloph.
Q. minor, cristata
Corythaix leucolopha
Bongo

Abb. 1: Originaltafel Th. v. Heuglins, Vögel des Sudan. Foto E. Schmitz.

künstlerisches Talent. Davon zeugen zahlreiche Skizzen und kolorierte Zeichnungen vor allem von Säugern und Vögeln, von denen sich ein Teil im Archiv des SMNS befindet (Abb. 1). Neben naturwissenschaftlicher Forschung betätigte sich Heuglin auch als Kartograph: die Erstkartierung des Bahr-el-Ghazal ist durch ihn vorgenommen worden. Über das Leben Th. v. Heuglins ist bei Bacmeister (1950) nachzulesen.

Bei A. Koenig blieben viele wissenschaftliche Pläne unverwirklicht. Außer ersten Reiseberichten, die hauptsächlich faunistische Fragen berührten (Koenig 1900, 1911, 1924, 1926), kam es nur zur Veröffentlichung eines Bandes (Greifvögel) des geplanten Werkes ,,Vögel am Nil'', das alle Vögel des gesamten (ägyptischen und sudanesischen) Nilgebietes behandeln sollte (Koenig, 1936). Die Sudan-Aufsammlung lag teilweise unbearbeitet im ZFMK. Über Koenigs Reisen am Nil schrieb Niethammer (1964) ausführlich.

Durch die Aufsammlung von Gerhard Nikolaus, der im Zeitraum von 1976 bis 1980 etwa 1500 Vogelbälge (vornehmlich aus dem Südsudan) unseren Museen zur Verfügung stellte, ergaben sich neue Aspekte, die eine umfassende Bearbeitung, vor allem unter taxonomischen und tiergeographischen Aspekten, rechtfertigen. Vergleichsmaterial lag beiden Museen ausreichend vor. Im weiteren sind (mit wenigen Ausnahmen) nur die von Nikolaus gesammelten Arten aufgeführt und Taxa nur dann kommentiert, wenn sich aus dem vorhandenen Material neue Aussagen machen ließen oder wenn widersprüchliche Literaturstellen aufgedeckt werden konnten.

Fundorte

Aufgrund wiederholter Anfragen, die Sammelorte A. Koenigs betreffen, sind neben den Lokalitäten von Nikolaus auch diejenigen von Heuglin und Koenig aufgeführt. Hier die Koordinaten (in 00°00’N/00°00‘E) aller uns zugänglichen Fundorte der 3 Sammler in alphabetischer Reihenfolge:

Achmed-Aga, Jebel 11.03/32.40
Agwok 7.52/28.20
Ain, Jebel — Gebelein
Aloma-Plateau 3.45/30.40
Aza (Azza)-Wald 4.42/29.28
Bahr-el-Abiad — Weißer Nil
Bahr-el-Ghazal 8.35—9.30/29.21—30.28
Bahr-el-Jebel 2.20—9.35/31.24—30.30
Bahr-el-Zeraf 7.45—9.23/30.35—31.10
Begemeder-Bezirk 14/36
Berber 18.03/34.00
Boma-Berge 6.10/34.30
Bongo 7.00/27.00
,,Boro-Fluß'' 8.27/24.47 u. 8.35/24.42
Bwamba-Wald (Uganda) 0.40—0.54/29.47—30.10

Debba 15.51/32.33
Debeika 14.30/31.50
Derudeb 17.30/36
Didinga-Berge 4.25/33.30
,,Diofo-Fluß'' 9.03/24.30
Erian, el
Erkowit 18.45/37.10
Faschoda 9.52/32.07
Gambela (Äth.) 8.15/34.35
Gardega, Dabba el
Gebelein 12.40/32.40
Gemeiza 6.56/30.38
Gemmeiza 5.41/31.48
Gilo/Itibol 4.00/32.51
Gondokoro 4.47/31.48
Grenze Sudan—Kenya 4.32/34.14

Haiya
Hellet Noer (Hillet Nur)
Inderaba ca. 15.20/31.50
Juba 4.52/31.30
Kaka 10.30/32.07
Kamisa — Sehnar
Kapoeta 4.45/33.35
Kajiko N, S 3.40/30.40
Kajo Kaji 3.52/31.40
Kasangar, Jebel 5.45/34.01
Kassala 15.30/36.30
Katire 4.02/32.47
Kenisa (Kanissa) 7.50/31.07
Kidji (Kitsch) 6.15—7.00/30.25—31.10
Kodok 9.52/32.07
Korobe, Mt. 3.97/30.52
Kosti 13.11/32.38
Lado 5.06/31.30
Li Rango 4.45/28.22
Lomiriti 3.54/32.43
Lotti-Wald 4.03/32.32
Lul 9.46/31.57
Magoth 5.08/33.45
Malakal ca. 9.32/31.43
Maridi 4.55/29.28
Melut 10.27/32.15
Merowe 18.30/31.49
Meshra er Req 8.25/29.15
Mongalla 5.10/31.47
Nabagaia, Dabba 32.35/11.19
Naga, Wadi 16.12/33.08
Nagishot 4.15/33.35
Nataporoputh-Berge 4.52/34.00
New Halfa ca. 15.25/35.30
Nibor-See 6.52/30.15
Nimule 3.36/32.02
No-See 9.23/30.25
Paulis (Isiro) 2.53/27.58
Raffili (Raffile) 6.57/27.58
Redjaf 4.47/31.36
Renk 11.45/32.47
,,Rikki-Fluß" 8.95/24.35
Roseires 11.52/34.24
Rudolf-See 4.30/35.55
Shendi 16.41/33.22
Sennar 13.30/33.35
Suakin 19.05/37.20
Talanga-Wald 4.01/32.43
Talanga-Wald, oberer 3.57/32.45
Tambura 5.35/27.27
,,Tapari-Fluß" 5.08/30.52
Taufikia 9.28/31.40
Tendalo (Tindalo) 6.17/31.22
Tonga 9.30/31.04
Tonj 7.17/28.45
Torit 4.25/32.25
Turkana-See — Rudolf-See
Wau ca. 9.34/31.45
Wau (B.e.G.) 7.43/27.58
Yei 4.05/30.40

Biotopbeschreibungen

Wir geben im Wesentlichen einen Überblick nach Wickens (1976). Die Beschreibungen von Nikolaus (1979) decken sich mit der Beschreibung und Vegetationskarte in Wickens.

Der äußerste Norden des Sudan besteht, mit Ausnahme eines etwa 150 km breiten feuchteren Streifens entlang der Rotmeerküste, aus Sandwüste. Südlich daran schließt parallel zur Wüstengrenze verlaufend bis zum 14 °N trockene Dornbuschsavanne an. Sie geht im südlichen Kordofan und Darfur in Baumsavanne über, die in ihrem südlichen Teil bereits Inseln von breitblättrigem Saisonwald einschließt. *Acacia senegal* ist die häufigste Baumart. Der Süd- und Westteil der Provinz Bahr-el-Ghazal wie der Teil Equatorias westlich des Nils sind hauptsächlich von Saisonwald bestanden, *Combretum* und *Terminalia* die vorherrschenden Baumgattungen. Vom Nordosten des Bahr-el-Ghazal erstreckt sich bis Kapoeta im Südosten und Kaka im Nordosten das Überflutungsgebiet des Weißen Nil, das die Papyrussümpfe des Sudd einschließt (Junglei). Wir finden *Borassus*-Palmen sowie Akazien- und *Balanites*-Arten als Baumbestand. Im äußersten Südwesten schließen an den feuchtigkeitsliebenden Saisonwald kleine Regenwaldrefugien an (Aza-Wald bei Maridi; Aloma-Plateau). Zwischen Kapoeta und dem Rudolfsee (Ilema-Dreieck) finden wir Kurzgrassavannen mit der bis Südwestafrika verbreiteten Schwarzdornakazie (*Acacia mellifera*), Regenfallmenge etwa 1000 mm jährlich.

Als Gebiete mit eigenständigem Charakter müssen die Imatong-, Didinga- und Boma-Berge genannt werden. Letztere bilden die westlichsten Ausläufer des äthiopischen Hochlandes. An ihren Südwesthängen stehen Reste von Regenwald, im übrigen Gebiet Saisonwald.

Die Imatong-Berge bilden eine isolierte Gebirgsgruppe, die in höheren Lagen von Nebelwald bestanden ist. Mt. Kinyeti ist mit 3180 m der höchste Gipfel des Sudan. Am Fuße der Imatong-Berge ziehen Regenwald-Inseln (Lotti-, Talanga-Wald) bis in Höhen von 1000 m; auf den Didinga-Bergen steht der Regenwald über das Hochland von Uganda in direktem Zusammenhang mit dem zentralafrikanischen Regenwald im Kongo-Becken. Diese Verbindung erweist sich aus tiergeographischer Sicht als besonders wichtig.

Taxonomische Bemerkungen

In der systematischen Anordnung der einzelnen Arten folgen wir der Reihung in Wolters (1975—1982). Unsere Gattungen sind allerdings weiter gefaßt als bei jenem. Wo es notwendig erscheint, sind Untergattungen sowie gebräuchliche Synonyme in Klammern aufgeführt. Arten und Unterartabgrenzungen weichen in manchen Fällen von der üblichen Auffassung ab. Auf die Wertigkeit und den Stellenwert solcher Arten und Unterarten wird am Ende des Abschnitts ausführlich eingegangen.

Wenn Angaben von Maßen die Beurteilung eines Taxons erleichtern, sind diese ebenfalls angegeben. Fll bedeutet Flügellänge; Schwl Schwanzlänge; Sl Schnabellänge vom Schnabelwinkel gemessen; Sb Schnabelbreite an der Basis. Alle Maße in mm. Das kommentierte Material stammt vorwiegend aus beiden Museen.

Non Passeres

Centropus monachus fischeri Reichenow, 1887: Kavirondo [Syn. = *Centropus monachus heuglini* Neumann, 1911: Bahr-el-Ghazal]. ♀ Juba, Jan., Fll: 175. — *Centropus* sp. [*monachus*?]. ♀ Juba, Jan., Fll: 154. — White (1965) erkennt nur zwei Formen von *C. monachus* an: die langflügelige, rotrückige Nominatform vom äthiopischen Hochland und *C. monachus fischeri* aus dem übrigen Verbreitungsgebiet der Art. Peters' Checklist (1940) trennt noch den westafrikanischen *C. m. occidentalis* ab. Von diesem und der Nominatform unterscheidet sich *fischeri* durch besonders dunkle, olivbraune Rückenfärbung sowie den schwachen Schnabel, der bei Vögeln aus dem Sudan kaum größer ist als der Schnabel des Senegalspornkuckucks, *C. senegalensis* (Abb. 2). Dies veranlaßte Neumann (1911), solche Stücke als eigene Art *„heuglini"* zu beschreiben. Wir konnten *„heuglini"* nicht mit topotypischen *fischeri* vergleichen; Originalbeschreibung sowie Flügelmaße (175 für das Typus-♂, 162—175 für Sudanvögel) passen jedoch für beide Formen. Im Sudan läßt sich eine (? Flußläufen folgende) Verdunkelung der Rückenfärbung bei westlichen und südlichen Vögeln feststellen. Am dunkelsten sind 5 Individuen aus dem Bahr-el-Ghazal, Juba und Lado; Vögel vom Bahr-el-Zeraf und Tonga sind deutlich roter, in der Färbung einem ♂ aus Gambela, SW-Äthiopien vergleichbar; dessen Flügellänge nähert sich schon der Größe der Nominatform (♂ Addis Abeba 200) (Abb. 3).

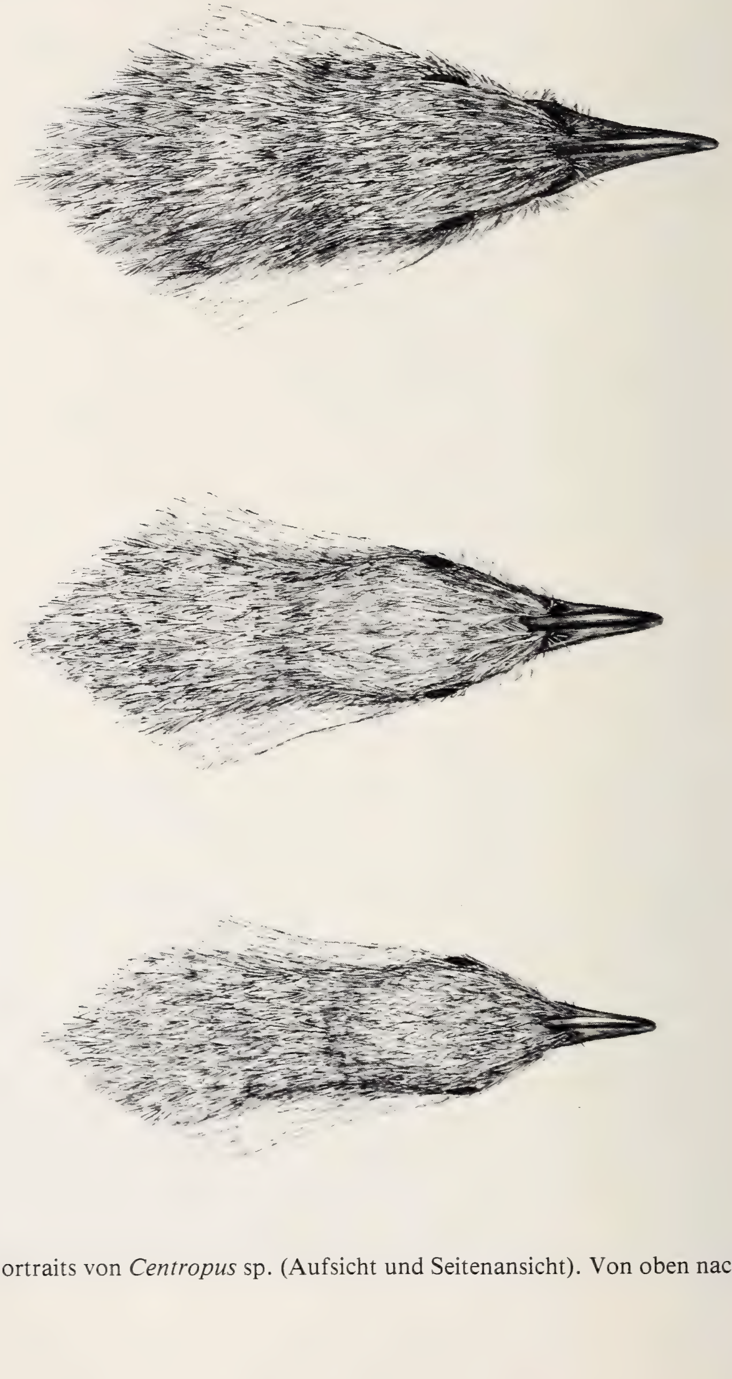
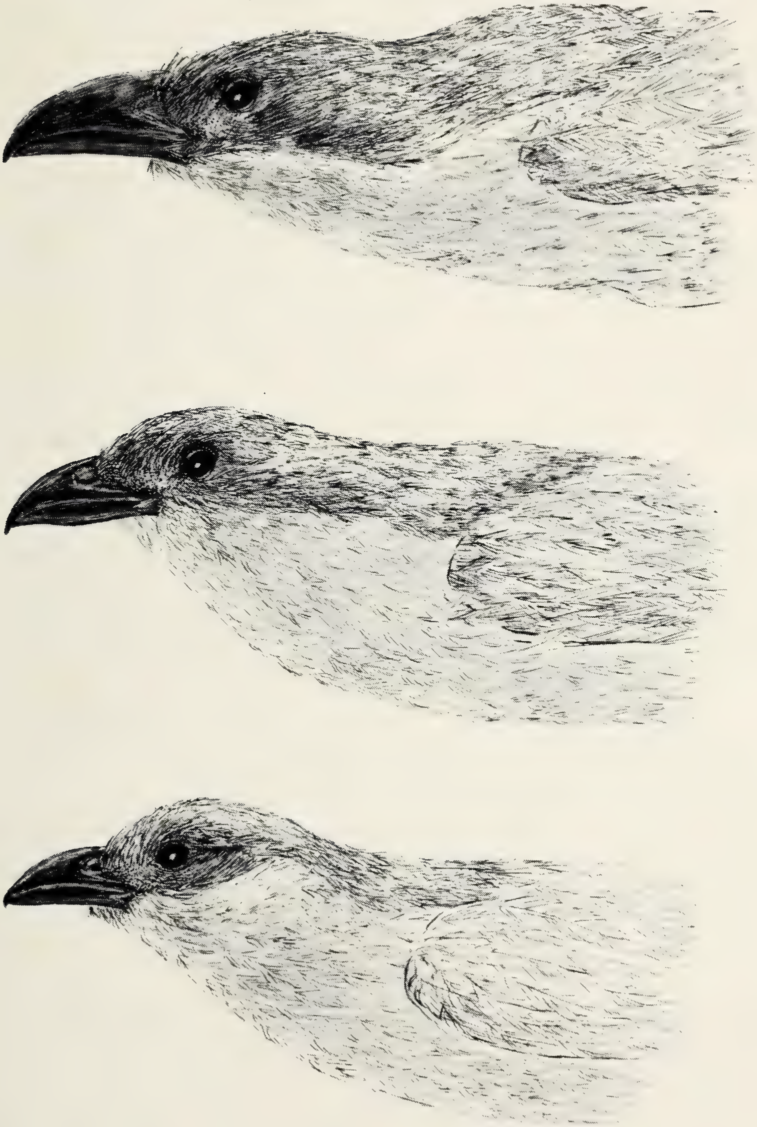
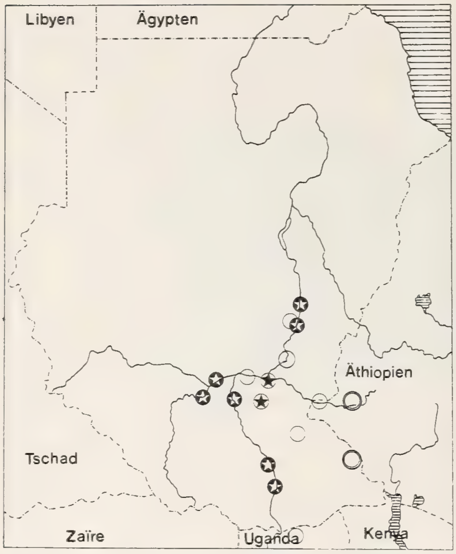


Abb. 2: Portraits von *Centropus* sp. (Aufsicht und Seitenansicht). Von oben nach un-



ten: *C. monachus occidentalis*, Kamerun; *C. m. ,,heuglini''*, Meshra-er-Req; *C. senegalensis*, Bahr-el-Zeraf. Zeichnung K. Döring.



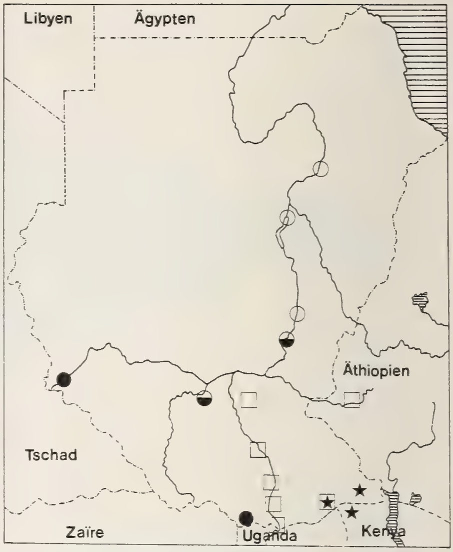


Abb. 3 (links): Verbreitung von *Centropus monachus*-Formen: offene Kreise *fischeri*; dunkle Kreise mit hellem Stern *,,heuglini''*; offene Kreise mit dunklem Stern Übergangsformen *fischeri* x *,,heuglini''*; doppelte Kreise langflügelige *?monachus* oder Übergang *fischeri* x *monachus*. Fundorte aus dem British Museum mit einbezogen.

Abb. 4 (rechts): Verbreitung von *Tchagra senegala*-Formen: offene Kreise *remigialis*; schwarze Kreise *notha*; schwarzweiße Kreise *notha* x *remigialis*; Quadrate *habessinica*; Sterne *armena*; Stern im Quadrat *habessinica* x *armena*. — Karten M. Grabert.

Nicht eindeutig bestimmen ließ sich das imm. ♀, das gebänderte Oberschwanzdecken, einen stumpfen blaugrünen Schiller am Kopfgefieder und einen sehr schwachen Schnabel (Jugendmerkmal?) zeigt.

Centropus senegalensis cf. *senegalensis* (Linn., 1766: Senegal). — Allem Anschein nach tendieren Senegalspornkuckucke aus dem NO Afrikas zu grauem Braun und in südlichen Teilen Ost- und Westafrikas zu rotbrauner Färbung des Rückengefieders: das Auftreten roter und grauer ,,Morphen'' hat zur Aufstellung mehrerer Taxa geführt: *C. s. tschadensis* Reichenow, 1915 beschreibt eine graue Form; *C. epomidis* Bonaparte, 1850 eine ,,rote Phase''. Reichenow (1915) erwähnt bei der Beschreibung seines *tschadensis* ausdrücklich eine mögliche Vermischung seiner Form mit ebenfalls im Tschadgebiet vorkommenden typischen *C. s. senegalensis*. Die Möglichkeit des Auftretens einer dunklen, olivrückigen nördlichen Form neben dem allgemein anerkannten *C. s. aegyptius* und einer roten Population im Süden des Artareals mit einem dazwischenliegenden Mischgebiet, wo beide Phänotypen nebeneinander auftreten, hat unseres Erachtens niemand erörtert und sollte anhand größerer Serien überprüft werden.

Ispidina picta picta (Boddeart, 1783: Senegal). ♀ Raffili, Sept., Fll: 51; ♀ Boro-Fluß, Apr., Fll: 51. — *Ispidina picta natalensis* (Smith, 1831: Natal). 3♂ Talanga-Wald, Juni; ♂ Aloma-Plateau, Juli; Fll: 54—57. — Blaue Wangenflecke (verschieden starker Ausprägung), breite, durchgehende Bänderung, nicht Querwellung, des blauen Kopfgefieders und deutlich größere Körpermaße sind, — auch wenn es sich hier zufälligerweise nur um Maße von ♂ handelt, die solchen von ♀ gegenübergestellt werden, — eindeutige Erkennungsmerkmale der südlichen Form. Sie erreicht im Talanga-Wald vermutlich ihr nördlichstes und östlichstes Überwinterungsgebiet. Clancey (1972) nennt Südwest-Uganda (Bwamba-Wald) als Winterquartier für die Monate April bis Juni; Prigogine (1973) gibt als bisher nördlichsten Fundort Paulis (Isiro) am Uelle an. Obwohl Prigogine in Zaire für (ziehende?) *I. p. natalensis* keine Biotopbevorzugung feststellen konnte, verläßt diese Form im Sudan das Waldgebiet nicht, während *p. picta* in der Savanne anzutreffen ist.

Caprimulgus climacurus ssp.

Caprimulgus c. clarus Reichenow, 1892: Bukoba, Victoria-See. 2♀ Juba, Jan., Fll: 142, 143.

Die Determination der 3 *Caprimulgus*-Arten *fossii*, *climacurus* und *clarus* nach morphologischen Kriterien bereitet Schwierigkeiten. Zwar konnte nach North & McChesney (1964) auch Chappius (1981) belegen, daß sich diese 3 Arten nach ihren Rufen bzw. Gesängen klar trennen lassen, es fehlt jedoch ein eindeutiger Bestimmungsschlüssel. A. Koenig fand im Bahr-el-Ghazal vier ,,Varianten'' nebeneinander. Wir haben versucht, eine größere Serie von 44 Individuen nach Maßen, Färbung und Zeichnungsmuster von Flügel und Schwanz zu ordnen:

Eindeutig lassen sich kurzschwänzige Altvögel aussondern, bei denen nur das äußerste Schwanzfederpaar an der Außenkante völlig weiß gefärbt ist wie die Federspitze. Korrespondierend mit diesem Merkmal tragen solche Vögel eine weiße Flügelbinde auf der Innenfahne der Schwingen, die bei der äußersten Handschwinge auch auf die Außenfahne übergreift. Wir sehen solche Exemplare als gesicherte *C. clarus clarus* an. Neumann (1904) weist bei der Beschreibung seines äthiopischen *C. apatelius* — der von Urban & Brown (1971) und Wolters (1976) als Synonym von *clarus* aufgefaßt wird, möglicherweise aber die östliche Form der Kurzschleppen-Nachtschwalbe darstellt — nachdrücklich auf dieses Merkmal hin. Leider läßt es sich nur auf Adultvögel anwenden. Das Rückengefieder von 6 Individuen stimmt in der Gefiederzeichnung und der warmbraunen Tönung überein. Ein rostfarbener Nackenring ist mehr oder weniger deutlich ausgeprägt, ♂ etwas grauer gefärbt als ♀. 2 äthiopische Stücke von Gambela (♂, ♀) sowie ein ♂ vom Lake Manyara in Tanzania sind kontrastreicher gezeichnet und dunkler, kälter grau gefärbt (*C. clarus apatelius*?).

Die unterscheidbaren, langschwänzigen *climacurus* zeigen stets zwei Paar Schwanzfedern mit weißen Außenkanten und den weißen Flügelspiegel nie auf die Außenfahne der äußersten Handschwinge übergreifend. Nach diesen Merkmalen lassen sich auch semiadulte *climacurus* erkennen. Sie zerfallen in drei Färbungstypen:

a) Eindeutige *C. climacurus nigricans*. Dunkle Formen, die A. Koenig im März brütend angetroffen hat (4♂ Meshra-er-Req, Lado, Bahr-el-Zeraf und Bahr-el-Ghazal, Feb., März, Fll: 139—147; 3♀ Meshra-er-Req, Hellet Noer, März, Fll: 133, 147, 150).

b) Graue Formen, die in der Färbung drei Individuen der Nominatform aus dem Senegal entsprechen; White (1965) bezeichnet *C. c. climacurus* als Brutvogel in Darfur und Nordsudan, als Wintergast nennt er *climacurus* nur vom Oberen Uelle-Fluß; unsere Stücke stammen aus Gebelein, Kanissa und Lado (♂, ♀, ○, Fll: 144, 147, 150) aus den Monaten Feb., März.

c) Sandfarbene bis sehr rote Formen, die weniger kontrastreich gefärbt sind als die vorigen. Auf sie paßt die Beschreibung von *C. c. sclateri* Bates, 1927, als deren östlichste Verbreitung Chapin (1939) den Bezirk um Lado angibt. Vögel aus dem Kongo sollen Standvögel sein. Ähnlich in Farbton und Zeichnung sind drei Ziegenmelker vom März aus Fort Lamy. (3♂ Meshra-er-Req, ♂ Nabagaia, Feb., März, Fll: 137—145; ♀ juv. Hellet Noer, Bahr-el-Jebel, März, Fll: 139, 146). Ihr Auftreten neben den dunklen *nigricans* läßt zwei Deutungen zu: daß es sich um nordwestliche Wintergäste handelt oder um eine ,,Phase'' von *nigricans*. Wir geben der ersteren Schlußfolgerung den Vorzug, denn bezeichnenderweise hat A. Koenig nur dunkle *nigricans* brütend angetroffen: er selbst schreibt die drei Färbungstypen verschiedenen Alterskleidern zu, unterscheidet aber die Arten *climacurus* und *clarus* nicht.

Bei 10 Jungvögeln steht die Art nicht fest. Es lassen sich zwar auch diese in zwei Gruppen aufspalten, welche sich in der Zeichnung des Rückengefieders voneinander unterscheiden; diese jedoch der richtigen Art zuzuordnen erscheint uns nach dem heutigen Wissensstand nicht möglich. Diese ganze Gruppe bedarf dringend einer gründlichen Revision!

Protodiscus insignis insignis (Cassin, 1856: Moonda-Fluß). ♀ Gilo, Jan., Fll: 70,5. — Der Liliputhoniganzeiger, im Regenwald West- und Zentralafrikas wie im Hochland von Kenya beheimatet, wurde von Nikolaus (1979) zum ersten Mal für den Sudan nachgewiesen. Der Vogel stand kurz vor der Eiablage. Nikolaus (in litt.) teilte mit, daß er die Art nur während der Brutzeit angetroffen hat.

Indicator minor diadematus Rüppell, 1837: Äthiopien. ♀ sö Kapoeta, Juni, Fll: 80. — *Indicator minor riggenbachi* Zedlitz, 1915: Tibati, Kamerun. ♂ Mt. Kinyeti, Apr.; ♂ Tonj, Jan.; Fll: 89, 87. — Cave & Macdonald (1955) bezeichnen Zwerghoniganzeiger östlich des Nils als *I. m. alexanderi* C. Grant, 1915: Gambaga, Goldküste. Peters' Checklist (1948) nennt *riggenbachi* für den Westsudan ostwärts bis Lado. Die beiden ♂ von Tonj und vom Mt. Kinyeti stimmen jedoch in Färbung und Flügellänge mit Kamerunstücken überein. Das ♀ von Kapoeta zeigt größere Übereinstimmung mit einem Vergleichsstück von *I. m. diadematus* aus Gambela, Äthiopien (♂ Fll: 87).

Indicator exilis exilis (Cassin, 1856: Moonda-Fluß, Gabun) [Syn. = *Indicator exilis pachyrhynchus* (Heuglin, 1864: Bongo)]. 2♀ Boro-Fluß, Imatong-Berge, März, Jan., Fll: 73, 71. — Die beiden Sudanvögel unterscheiden sich in Färbung, Flügelmaßen und Gewicht nur unwesentlich von Vergleichsstücken aus Kamerun (3♀ Fll: 71, Gewicht nach Eisentraut 1973: 15—21 g; Sudanvögel wiegen 16—18 g).

Pogoniulus leucolaima mfumbiri x *leucolaima*? [Syn. = *Viridibucco bilineatus* (Sundevall, 1850)]. 4♂, 2♀ Imatong, Didinga-Berge, Jan., Feb., Apr., Juni, Fll: 55—59. — Neumann (1907) betont bei der Beschreibung seiner *Barbatula leucolaima nyansae* [= *mfumbiri* Og. Grant, 1907] die grüne Rückenfärbung und den blaugrünen Schimmer des Kopfgefieders. Die Goldbürzel-Bartvögel aus dem Sudan liegen im Farbton zwischen Vögeln aus Kamerun, *P. l. leucolaima* (Verraux & Verraux, 1851: Gabun), und Vögeln aus den Lwiro-Sümpfen im Kongo, *P. l. mfumbiri* (Og.-Grant, 1907: Mfumbiri, Kivu).

Campethera nubica ?neumanni (Reichenow, 1896: Naiwasha-See). ♂, ♀ Mt. Korobe, Juli, Fll: 111, 108. — *Campethera nubica nubica* (Boddaert, 1783: Nubia). 2♂, ♀ Kapoeta, Nataporoputh-Berge, Grenze Sudan—Kenya, Oktober, Fll: 106—113. — Nubische Spechte vom Mt. Korobe sind durch eine intensiv olivgrüne Rückenfärbung gekennzeichnet, die aus dem SO-Sudan deutlich brauner und blasser gefärbt, die Musterung der Oberseite ist stärker ausgebildet. In der Färbung der Unterseite bestehen keine Unterschiede. Da nach van Someren (1922) nördlich der echten *neumanni* die Nominatform des nubischen Spechtes zu finden ist, muß dahingestellt bleiben, ob es sich bei den SW-Sudanvögeln um eine isolierte Population handelt, oder ob eine Verbindung mit den Tanzania-Vögeln gegeben ist. Eine zunehmende Intensität der Rückenfärbung mit zunehmender Höhenlage des Verbreitungsgebietes konnte Neumann (1904) bei *C. nubica* auch im äthiopischen Hochland beobachten.

Dendropicos fuscescens hemprichii (Ehrenberg, 1833: Massaua) [? *Dendropicos fuscescens massaicus* Neumann, 1900: Lake Guruman, Natron-See]. 2♀ Kapoeta, Dez. — *Dendropicos fuscescens lepidus* (Cabanis & Heine, 1863: Äthiopien). ♂, ♀ Talanga-Wald, Okt.; 3♂, Lado A. Koenig legit, ♂ Mt. Korobe, Juli. — Der Kardinalspecht ist in zwei Unterarten-Gruppen in Afrika verbreitet: Formen mit deutlich gezeichnetem Rücken nehmen den größten Teil des Verbreitungsgebietes Süd- und Ostafrikas östlich des Riffs ein, solche mit

,,ungestreiftem'' Rücken finden wir in Westafrika, Teilen Zentralafrikas und Äthiopiens, sowie in Kenya westlich des Riffs. Im Sudan treffen beide Gruppen am Nil aufeinander: als ,,gestreifte'' Form ist nach der Literatur *D. f. hemprichii* vertreten; die beiden ♀ aus Kapoeta können jedoch ebenso dem kenyanischen *massaicus* angehören; der westafrikanische *lepidus* überschreitet den Nil und erscheint östlich auf den Imatong-Bergen wieder. Beide Unterartengruppen finden wir also in ökologisch und klimatisch verschiedenen Gebieten: solche mit einfarbigem Rücken bewohnen feuchtere Biotope als die stark gezeichnete Unterarten-Gruppe.

Passeriformes

Tchagra senegala ssp. — In den Provinzen Bahr-el-Ghazal und Equatoria treffen wenigstens vier Formen des Senegaltchagra aufeinander und bilden Übergangsformen aus (Abb. 4). Ein Vergleich einer Serie von 46 Vögeln aus West- bis Ostafrika, Material von A. Koenig mit eingeschlossen, ergibt nach unseren Sammelorten folgendes Bild: entlang des Weißen Nils ist südwärts bis Renk *Tchagra senegala remigialis* (Hartlaub & Finsch, 1870: O. Blauer Nil) verbreitet. Er zeichnet sich durch semmelblonde Wangen- und Ohrregion und einen grauen, deutlich mit dem einfarbig braunen Rücken kontrastierenden Bürzel aus. Bei Stücken aus Kaka und Meshra-er-Req wird der Einfluß von *T. senegala notha* (Reichenow, 1920: Unterer Schari-Fluß) bereits spürbar (*notha* x *remigialis*), während in Kajo Kaji und am Boro-Fluß der Senegaltchagra in der Färbung mit Vögeln von der Schari-Mündung konform geht. Diese werden von uns daher als *T. s. notha* bezeichnet und unterscheiden sich durch allgemein blassere Farben und weiße, nicht cremefarbene Unterschwanzdecken von der Nominatform aus dem Senegal und in graubrauner Wangen- und Ohrregion, die nicht von der Rückenfärbung absticht, von *remigialis*. Entlang des Bahr-el-Jebel ist die äthiopische Unterart *T. s. habessinica* Ehrenberg, 1833: Eritrea, anzutreffen, die durch ihre graueren Farben kenntlich ist, besonders die klargraue Unterseite. Geringere Flügellänge und grauere Färbung der Sudan-Vögel haben zur Aufstellung von *Tchagra senegala sudanensis* Sclater & Praed, 1918: Mongalla, geführt (Fll: Äthiopien: 84—90; Sudan: 81—90). Individuen von Kapoeta und den Nataporoputh-Bergen tragen Merkmale der sich im Süden anschließenden kenyanischen Population: warmbraunes Gefieder und ,,streifigen'' Rücken; kann das Stück von Kapoeta als Mischform *habessinica* x *armena* gelten, gleicht jenes aus den Nataporoputh-Bergen echten *armena*. White (1962) belegt alle ostafrikanischen Formen mit dem Namen *T. s. senegala*. Er erkennt *T. senegala armena* Oberholser, 1906: Taveta, Kenya, nicht an. Zur Nominatform rechnet er auch die Vögel vom Bahr-el-Ghazal, die aber unserer Meinung nach zu *notha* gestellt werden müssen, einer Form, die auch White anerkennt. Weil das Verbreitungsgebiet der westlichen *s. senegala* nun durch andere, gut unterscheidbare Formen unterbrochen wird, ist es vom tiergeographischen Standpunkt aus gesehen nicht berechtigt, *armena* einzuziehen. Auch wenn die ostafrikanische Population in der Gefiederfärbung der westafrikanischen am meisten ähnelt (warmbraune, „streifige" Oberseite, cremefarbene Unterschwanzdecken), ist es nicht anzunehmen, daß sie entwicklungsgeschichtlich eine Einheit bilden. Wir teilen daher auf:

Tchagra senegala notha (Reichenow, 1920: Unterer Schari-Fluß). ♂ Kajo Kaji; ♂, ♀ Boro-Fluß; Juli, März; Fll: 85—88.

Tchagra senegala remigialis (Hartlaub & Finsch, 1870: Oberer Blauer Nil). A. Koenig legit; Shendi, Debeika, Wadi Naga, Renk; Fll: 84—92.

Tchagra senegala habessinica Ehrenberg, 1833: Eritrea [Syn. = *T. s. sudanensis* Sclater & Praed, 1918: Mongalla]. ♂ Boma-Berge, Feb.; A. Koenig legit: Kanissa, Bahr-el-Zeraf, Lado, Redjaf, Gondokoro; Fll: 81—90.

Tchagra senegala armena (Oberholser, 1906: Taveta, Kenya). 2♂ Nataporoputh-Berge, Kapoeta, Dez., Fll: 81—84.

Batis orientalis orientalis (Heuglin, 1871: Nakfa, Modatal, Eritrea). ♀ Lotti, Okt. — *Batis orientalis chadensis* Alexander, 1908: Arrege, w Tschad-See. ♂ Boro-Fluß; ♂, ♀ Agwok, März, Jan.; ♀ Lado, März; ♀ Renk, Feb. — *Batis orientalis lynesi* Grant & Praed, 1940: Sinkat. 2♀ Erkowit, Okt. Nov.

Batis minor erlangeri Neumann, 1907: Harar. ♂, ♀ Raffili, 3♀ Kapoeta, Sept., Dez.; 2♂, ♀ Mt. Korobe, Juli.

Batis molitor puella Reichenow, 1893: Bussisis, Victoria-See. 2♀ Didinga-Berge, Dez.

Batis perkeo Neumann, 1907: Darassam, Äthiopien. ♂, 2♀ Nataporoputh-Berge, Dez.

So einfach die Bestimmung von *Batis*-Weibchen ist, einzelne ♂ der richtigen Art zuzuordnen ist manchmal unmöglich. Für uns war bei der Bestimmung von *B. minor—orientalis* die Ausbildung des weißen Nackenflecks und der weißen Schwanzzeichnung das wichtigste Kriterium neben der schwärzlichen Kopfplatte: *minor* zeigt einen großen weißen Nackenfleck, mehr Weiß im Schwanz und eine schwärzlich glänzende Kopfplatte. Die Flügellängen beider Arten überschneiden sich im Sudan und können nicht als Trennungsmerkmal herangezogen werden. Die Schnäbel scheinen bei *minor* an der Basis etwas breiter zu sein als bei *orientalis* (3,5—4,5 gegen 3,3—3,4). Im Südsudan treffen vier der von Hall & Moreau (1970) als *Batis-molitor*-Superspezies betrachteten Arten aufeinander. Ihre Verbreitungsgebiete überlappen zwar, es scheint jedoch eine ökologische Trennung vorzuliegen: bezeichnenderweise sammelte A. Koenig auf seinen Reisen nilabwärts keinen einzigen Heuglinschnäpper, sondern ausschließlich den in der Ufervegetation lebenden *Batis minor* in 24

Exemplaren. Die beiden *molitor*-♀ von den Waldgebieten der Didinga-Berge gehören zur nördlichsten Population der Ostafrika-Form *puella* und entsprechen in der kastanienbraunen Färbung des Kehlbandes Vögeln aus Kenya und Tanzania. *Batis perkeo* aus der trockensten Ecke des Südost-Sudan ist neu für dieses Gebiet (Nikolaus, 1979).

Pycnonotus capensis arsinoe (Lichtenstein, 1823: Fayum). ♂, 2♀ Erkowit, Okt., Nov. — *Pycnonotus capensis schoanus* Neumann, 1905: Kilbe, Shoa. ♂ Boma-Berge, Feb. — *Pycnonotus capensis tricolor* Hartlaub, 1862: N-Angola [? Syn. = *Pycnonotus capensis minor* Heugl., 1869: Bahr-el-Abiad]. 4♂, 4♀ Tonj, Juba, Aloma-Plateau, Didinga-Berge, Kapoeta, Gilo; Jan., Feb., März, Juli, Dez. — Wir rechnen hier nach Wolters (1977) alle Graubülbüls einer Art *capensis* zu und unterteilen sie für den Sudan in zwei Unterarten-Gruppen: *barbatus*-Gruppe mit weißen Unterschwanzdecken (*P. c. arsinoe* und *schoanus*) sowie *tricolor*-Gruppe mit gelben Unterschwanzdecken (*P. c. minor* bzw. *tricolor* [Layardbülbül]). White (1962) belegt Südsudanvögel mit dem Namen *tricolor*; für van Someren (1922) sind die Unterschiede zwischen den Formen *minor* und *tricolor* prägnant; wir konnten nicht mit topotypischem Angola-Material vergleichen.

Andropadus virens holochlorus (van Someren, 1922: Sezibwa-Fluß, Uganda). 6♂, 5♀ Kajiko S, Kajiko N, Aza-Wald; Juli, Aug.; Fll: ♀ 77—78, ♂ 80—84. — Cave & Macdonald (1955) rechnen die Grünbülbüls des Südsudan zur Nominatform, White (1962) zur Uganda-Form. In der Färbung gleichen Sudanvögel Stücken aus Kamerun völlig; die individuelle Variationsbreite scheint bei der Ausfärbung der Unterseite sehr groß. Die größere Flügellänge, besonders der ♂, die als weiteres diagnostisches Merkmal von van Someren herangezogen wird, trifft auch für die Sudanpopulation zu: ♂ der Nominatform Fll: 73—79; ♂ von *holochlorus* 80—85.

Terpsiphone viridis ferreti (Guérin, 1843: N-Äthiopien). 2♂, 3♀ Katire-Wald, Tonj, Raffili, Kapoeta, Magoth, Jebel Kasangor; Jan., Feb., Sept., Dez. — *Terpsiphone viridis ?speciosa* (Cassin, 1859: Kamma-Fluß, Gabun). ♂ 25 km n Boro-Fluß, März. — *Terpsiphone viridis plumbeiceps* Reichenow, 1898: Malanje, Angola. ♂ Kajiko N, Juli. — *Ferreti* ist die im Sudan weitest und allgemein verbreitete Form des Graubrust-Paradiesschnäppers. Im Bahr-el-Ghazal sammelte auch A. Koenig 1♂, das im wesentlichen der Beschreibung von *speciosa* ähnelt. (Beide Stücke sind weißrückige Formen). Beide zeigen graue Unterschwanzdecken mit weißen Spitzen; der Schwanz des Koenig'schen Bahr-el-Ghazal-Vogels ist allerdings ganz weiß und zeigt nicht nur lange, weiße Mittelfedern, wie Chapin (1953) und Meise (1968) fordern. Trennt man nach diesem Merkmal, wäre ein ♂ aus dem Katire-Wald, Imatong-Berge, der zentralafrikanischen Form zuzurechnen. Das Stück hat aber völlig weiße Unterschwanzdecken, die nach der Merkmalstabelle bei Meise (1968) bei keiner der beiden polymorphen Formen *speciosa* und *ferreti* regelmäßig, selten bei *speciosa* auftreten. Da Chapin (1953) *speciosa* als sicheren Standvogel anspricht, ergibt sich als einzige akzeptable Lösung nur, daß im südwestlichen Teil des Sudans Übergangsformen zwischen *ferreti* und *speciosa* existieren, die phänotypisch einmal mehr der einen, einmal der anderen Unterart entsprechen.

Überraschenderweise sammelte Nikolaus auch ein Exemplar der südöstlichen Unterart *plumbeiceps* am Aloma-Plateau. Bisher bekannte Winterquartiere dieser Form lagen in NO-Zaire und SO-Kenya.

Zosterops abyssinicus abyssinicus Guérin, 1843: N-Äthiopien. ♀ Erkowit, Okt., Fll: 54.

Zosterops senegalensis senegalensis Bonaparte, 1851: Senegal. ♂, ♀ Boro-Fluß, März; ♂, ♀ Diofo-Fluß, April; 3♀ Raffili, Juli, Sept.; ♂ Mt. Korobe, Juli; 3♂, ♀ Lado, März, Sept.; ♂ Nagishot, Feb.; ♀ Nathilani, Dez.; 2♂, ♀ w Boma-Berge, Feb.

Zosterops poliogaster ssp. 4♂, 2♀ Gilo, Imatong-Berge, Jan., Feb., März.

Die Artzugehörigkeit zahlreicher *Zosterops*-Formen in Afrika ist bis heute ungenügend geklärt. Eine Artabgrenzung nur nach Balgmaterial scheint in vielen Fällen undurchführbar zu sein. Obwohl eine endgültige taxonomische Klärung in dieser Arbeit nicht gegeben werden kann, wollen wir diejenigen Formen, die im Sudan verbreitet oder ihm benachbart sind, diskutieren.

Moreau (1957) beweist klar, daß bei Brillenvögeln morphologische Merkmale und Gefiederfarben mit Topographie sowie Klimavariablen korreliert sind. Mit zunehmender Höhenlage, steigenden Temperaturen und steigender Luftfeuchtigkeit verdunkelt das Gefieder, Flügel-, Schwanz- und Schnabelmaße nehmen zu. Moreau (1957, 1967) erkennt neben den inzwischen als konspezifisch erkannten südafrikanischen *Z. virens* und *pallidus* sowie dem äthiopischen *Z. abyssinicus* eine einzige polytypische Art *senegalensis* an, die sowohl die Savannen tieferer Lagen als auch Montanwaldgebiete besiedelt. Hall & Moreau (1970) spalten die Ostafrikaner in zwei Arten auf: eine montane Art *poliogaster*, die sich nicht mit Tieflandformen vermischt, sowie eine Tieflandart *senegalensis*, die stellenweise Übergangsformen zu Montanpopulationen zeigen soll, die dann als Subspezies dieser Art geführt werden.

White (1963) belegt die Gebirgsvögel des Südsudan mit dem Namen *Zosterops senegalensis stierlingi* Reichenow, 1899: Iringa, Tanzania. Auch Moreau (1957) hebt die Ähnlichkeit zwischen der ostafrikanischen *stierlingi* und den Imatong-Vögeln mehrfach hervor und führt sie in Peters' Checklist (1967) unter diesem Namen auf. Da diese Ähnlichkeiten sicher nur auf konvergente Entwicklungen zurückzuführen sind und nicht auf genetischen Zusammenhängen beruhen, ist es notwendig, die Imatong-Populationen mit einem eigenen Namen zu belegen. Imatong-Brillenvögel sind größer, schwerer und deutlich langschnäbeliger als *Z. senegalensis* vom Tiefland des Südsudan; ihre Gefiederfarben sind düsterer und grünlicher als bei *senegalensis*; Schnabellänge und Färbung der Zügel entsprechen äthiopischen und ostafrikanischen *Z. poliogaster* (Abb. 5). Obwohl sich die Höhenverbreitung beider Formen wenig überschneidet (der höchste Fundort der Tieflandform liegt bei 1900 m, die übrigen Fundorte zwischen 500 und 1500 m, die der Imatong-Vögel liegen bei 1800—2000 m), die Niederungsform vom höher gelegenen Verbreitungsgebiet aber keine wesentlichen morphologischen oder farblichen Veränderungen gegenüber Populationen aus tiefen Lagen zeigt und da uns auch keine Hinweise für eine mögliche Hybridisierung beider Gruppen vorliegen, erscheint es uns außerdem sinnvoller, die Imatong-Vögel zur montanen Art *poliogaster* zu stellen. Auch der zoogeographische Zusammenhang zwischen den Montangebieten Zentral-, Ost- und NO-Afrikas spricht für diese Entscheidung. Wir schlagen für die Imatong-Brillenvögel den Namen vor:

Zosterops poliogaster gerhardi **subsp. nov.**

Typus ♂ 11. 3. 1978 Gilo SMNS-Nr. 55.187; Fll: 59; Schwl: 44,5; Culmen: 11; Nasenloch—Schnabelspitze: 7; Gewicht: 11,5 g.

Paratypen: ♀ 6. 1. 1978 Gilo ZFMK-Nr. 78.195; Fll: 61,5; Schwl: 47; Culmen: 11,8; Nasenloch—Schnabelspitze: 7,5; Gewicht: 13 g (mit Ei!). — ♂ 3. 1. 1978 Gilo ZFMK-Nr. 78.196. — ♂ 3. 1. 1978 Gilo ZFMK-Nr. 78.197. — ♀ 11. 3. 1978 Gilo SMNS-Nr. 55.185. — ♂ juv. 28. 2. 1978 Gilo SMNS-Nr. 55.186.

Beschreibung: ♂ Oberseite inclusive Bürzel- und Oberschwanzregion goldgrün; Stirn mit einem etwa 3 mm breiten zinkgelben ,,Band'', das allmählich in das Grün des Scheitels übergeht. Über dem Auge zieht das Gelb etwa bis zur Augenmitte. Zügel tiefschwarz, um die Augen ein Kranz aus 3 Reihen weißer Federchen. — Unterseite: Kehle, Vorderbrust, Bauchmitte bis Unterschwanzdecken düster zinkgelb; Wangen, Brustseiten und Flanken dunkler und grüner, ähnlich der Oberseitenfärbung. Schwingen und Schwanz schwärzlich mit goldgrünen Federrändern. — ♀ unterseits weniger leuchtend gelb als ♂, Gelb an der Stirne weniger weit ausgedehnt. Bei beiden Schnabel und Füße schwärzlich, Unterschnabel an der Basis hell hornfarben. Iris braun.

Derivatio nominis: Wir benennen diesen Brillenvogel nach seinem Sammler Herrn Gerhard Nikolaus, der durch seine Aktivitäten einen großen Beitrag zur Kenntnis der Avifauna des Sudan geleistet hat.

Im Farbton des Gefieders ähneln die Imatong-Brillenvögel sowohl ostafrikanischen *stierlingi* als auch westafrikanischen *phyllicus* (sensu stricto) und zentralafrikanischen *stuhlmanni*. Von den beiden letzteren Formen sind sie anhand von Flügellängen nicht abtrennbar (58—62 gegen 56—61 für *phyllicus* und 56—63 für *stuhlmanni*); ebensowenig durch Schnabellängen (12,5—13,5; 12,4—14,5; 12,5—15). Nur die Schwanz-Flügel-Indices dieser drei Formen sind verschieden (70 *gerhardi*, Imatong-B.; 65,5 *phyllicus* Bamenda-Pl.; 73,5 *stuhlmanni*), liegen bei *stierlingi* (Flügellänge: 57—61, Schnabellänge: 12—14, Schwanz-Flügel-Index: 70) aber sehr nahe bei den Maßen von *gerhardi*. (Ob die Form *stierlingi* der Art *senegalensis* oder *poliogaster* angehört, ist hier unberücksichtigt geblieben.) Diese Maße sind alle aus Moreaus Brillenvogel-Arbeit (1957) entnommen.

Nikolaus stellte uns freundlicherweise seine Meßdaten, die er beim Beringen abgenommen hatte, zur Verfügung. Flügellängen (am lebenden Vogel gemessen) von 94 *Z. p. gerhardi* liegen zwischen 58 und 64 (Mittel 58,9). 59 Imatong-Brillenvögel hatten ein Gewicht von 9—12 g. Die Niederungsform *Z. senegalensis* wog (15 Individuen) 6—9 g, Flügellängen maßen 52—57 (im Mittel 55,2). Auch aus diesen miteinander gut vergleichbaren Werten geht die Trennung der gelben Niederungsform von der Gebirgsform klar hervor. Schnabelmaße variieren noch am stärksten: für 9 *Z. senegalensis* betragen die Werte, gemessen Nasenloch—Schnabelspitze, 5,9—6,8, wobei hier eindeutig die Vögel von den Didinga-Bergen die längeren Schnäbel besitzen; Imatong-Brillenvögel *Z. poliogaster* (6) messen 6,8—7,5 von Nasenloch bis Schnabelspitze. In diesem Merkmal sind sie von den ostafrikanischen *stierlingi* und *usambarae*

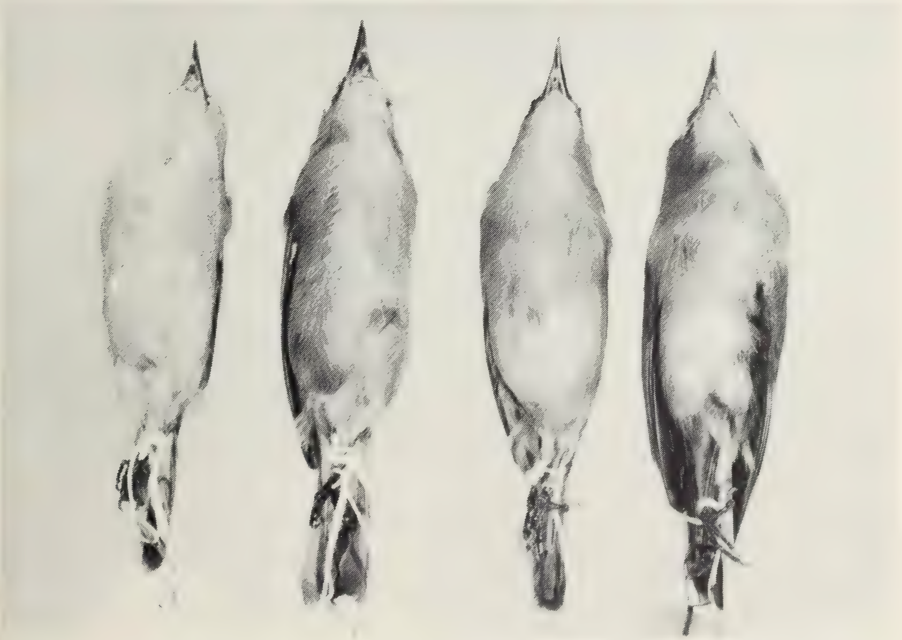


Abb. 5: Ventralansichten nordostafrikanischer Brillenvögel. Von links nach rechts: *Zosterops s. senegalensis*, Boro-Fluß; *Z. poliogaster gerhardi*, Paratypus, Imatong-Berge; *Z. p. kaffensis*, Doki-Fluß, Äthiopien; *Z. p. poliogaster*, Addis Abeba. Foto E. Schmitz.

etwas verschieden, deren Maße zwischen 6,5 und 7 liegen (Typenmaterial verglichen). Da die Schnabelmaße überlappen, sind diese kein gutes Trennungsmerkmal.

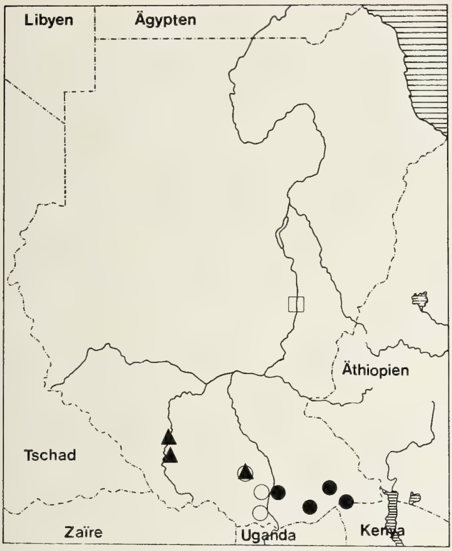
Nectarinia (Lamprothreptes) orientalis (Hartlaub, 1880: Lado). ♂, ♀ Lado, März, Sept., Fll: 58; ♂, ♀ Juba, Jan., Fll: 60; ♂, ♀ Didinga-Berge, Dez., Fll: 69, 64; juv., ♂ Torit, Dez., Fll: 66, 70; ♂, ♀ Nataporoputh-Berge, Dez., Fll: 69, 65; ♂, ♀ Grenze Sudan—Kenya, Dez., Fll: 69, 63.

Nectarinia (Lamprothreptes) longuemarei ssp.

Beide Arten, nach manchen Autoren auch Subspezies einer Art, sollen in den Savannen des östlichen Südsudan nebeneinander vorkommen. *Orientalis* unterscheidet sich von *longuemarei* in der Färbung des Bürzels und des Schwanzes: Der Bürzel ist bei *orientalis* metallisch blaugrün, der Schiller am Schwanz blauviolett, bei *longuemarei* sind Bürzel und Schwanz einheitlich rotviolett. Nach diesen Kriterien ist alles von Nikolaus gesammelte Material eindeutig *N. orientalis* zuzurechnen.

Pytilia melba citerior Strickland, 1852: Kordofan. ♂ Renk, Feb., Fll: 57. — *Pytilia melba clanceyi* Wolters, 1963: Wau, Bahr-el-Ghazal. ♂ Raffili, Sept., Fll: 57. — *Pytilia melba belli* Og.-Grant, 1907: Mokia Ruwenzori. 2♂ Juba, ♀ Lado; Jan., März, Sept.; Fll: 58, 58, 56. — *Pytilia melba soudanensis* (Sharpe, 1890: „Khartoum'', t. t. Wolters 1963 auf Mongalla beschränkt). 2♂ Grenze Sudan—Kenya, Dez., Fll: 60; 2♂, ♀ Torit, Dez., Fll: 59; ♂ Magoth, Feb., Fll: 60; 2♂ Nataporoputh-Berge, Dez., Fll: 59, 60. — *Pytilia melba belli* x *?clanceyi*. 3♂ Tindalo, Jan., Fll: 59. — Mit der Unterartenaufspaltung des Buntastrildes setzte sich Wolters (1963) eingehend auseinander. Es lassen sich zwei Gruppen erkennen: eine mit grauem, die andere mit rotem Zügel. Zur Verbreitung dieser Formen verweisen wir auf Abb. 6. Beide Gruppen werden von verschiedenen Witwenformen, *Vidua (Steganura) paradisaea paradisaea* (Linn., 1758: Angola) bei grauzügeligen, *Vidua (St.) p. orientalis* Heuglin, 1871: Keren bei rotzügeligen Formen, parasitiert, die auch als eigene Arten oder als Superspezies geführt werden. Payne (1971) stellt *V. orientalis* als Unterart zu *V. paradisaea*, da ihm aus Äthiopien Mischlinge beider Formen vorlagen. Wir folgen seiner Anordnung.

Nicolai (1969) möchte die beiden Unterartengruppen des Buntastrildes wegen starker Gesangsunterschiede als Allospezies betrachtet wissen. Schon Wolters (1963) beschreibt aber Übergangsformen zwischen der rotzügeligen *P. m. kirki* und der grauzügeligen *P. m. percivali* vom Teita-Gebiet. Eine genaue Betrachtung von Buntastrilden südwestlich des Weißen Nils (3♂ Tindalo) zeigte, daß diese graue Zügelfedern mit roten Spitzen tragen; ein ♂ aus Juba (Fll: 58) ließ sich nicht genau einordnen und könnte ebenfalls dieser Mischform angehören. Eine rötliche Flügelbinde ist bei diesen Stücken ausge-



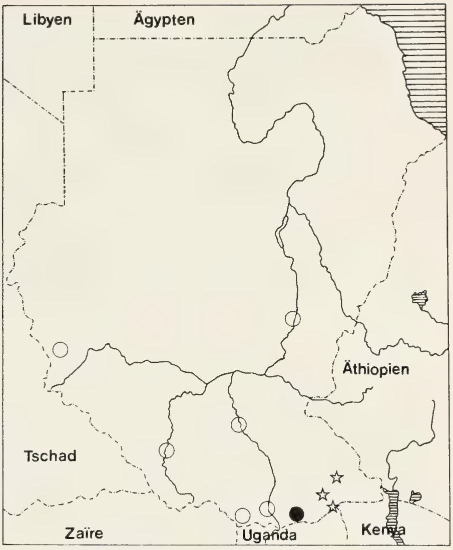


Abb. 6 (links): Verbreitung von *Pytilia melba*-Formen: Quadrat *citerior*; Dreieck *clanceyi*; offener Kreis *belli*; Dreieck im Kreis *belli* x *clanceyi*; schwarzer Kreis *soudanensis*.

Abb. 7 (rechts): Verbreitung von *Sylvietta brachyura*-Formen: offene Kreise *dilutior*; schwarze Kreise *brachyura*; Sterne *leucopsis*. — Karten M. Grabert.

bildet, die Unterschwanzdecken sind deutlicher gestreift als bei *soudanensis* oder *clanceyi*. Rote Flügelbinden treten bei verschiedenen Formen in unterschiedlichem Ausmaß auf, am stärksten bei *soudanensis*. Wolters (1963) restringiert die terra typica (ursprünglich ,,Khartoum'', von Sclater (1930) auf Oberer Weißer Nil eingeschränkt) auf Mongalla, das nur wenige km von Juba und Lado entfernt liegt, wo unsere *belli* herstammen. Die Anwesenheit von *Vidua (St.) p. paradisaea* in Lado (1 ♂ Dez.) spricht für die Richtigkeit unserer Diagnose. Möglicherweise bildet der Nil — Mongalla liegt im Gegensatz zu den beiden oben zitierten Lokalitäten am Ostufer — eine scharfe Grenze zwischen beiden Formen. Der Übergang von grau- und rotzügeligen Formen westlich des Nils scheint fließend zu erfolgen.

Neisna melanotis kilimensis (Sharpe, 1980: Kilimanjaro). 4♂, 3♀ Gilo, Jan., Feb., Mai, Juli. — Sowohl Cave & Macdonald (1955), White (1963) und Steinbacher & Wolters (1965) als auch Paynter (1968) nennen *N. melanotis quartinia* (Bonaparte, 1850: Äthiopien) als Grünastrild-Form im Südsudan. Die von Nikolaus in den Imatong-Bergen gesammelten Individuen sind am Rücken brauner als Vergleichsmaterial aus Äthiopien. Die Kopffärbung ist klarer grau, und die Querbänderung des Rückens tritt deutlicher hervor. Sie sind Hochlandvögel aus Kenya vergleichbar und müssen daher *Neisna melan-*

otis kilimensis heißen.

Estrilda paludicola paludicola Heuglin, 1863: Bahr-el-Ghazal. 3♂, 2♀ Maridi, Feb., Aug., Fll: 46—48; 3 ♂, 2♀ Tambura, Feb., Fll: 45, 48; 2♀ Rikki-Fluß, Apr., Fll: 48, 49; ♂, ♀ Talanga-Wald, Juli, Fll: 48, 46. — *Estrilda (paludicola) ochrogaster* Salvadori, 1897: N-Äthiopien. 2♂, ○ Boma-Berge, Feb., Fll: 47—48. — Im größten Teil des Sudan ist die graubäuchige Nominatform des Sumpfastrildes verbreitet, in den Ausläufern des äthiopischen Hochlandes die unterseits ockerfarbene Form *ochrogaster*. Mischlinge aus beiden Unterarten sind nicht bekannt. Wolters (1979) betrachtet sie daher als artlich verschieden.

Brunhilda charmosyna ssp. ♂ Kapoeta, Juni, Fll: 51. — Nikolaus' Feenastrild stellt den Zweitnachweis der Art für den Sudan. Traylor (in Steinbacher & Wolters 1965) lag ein Exemplar aus Torit vor, das wie unser Stück lebhafter rot gefärbt war als anderes Vergleichsmaterial. Neben dieser intensiven Färbung fällt bei dem Vogel aus Kapoeta die schmale schwarze Bänderung der Schwungfedern ins Auge. Er unterscheidet sich in diesem Merkmal von Feenastrilden aus Äthiopien und Kenya. Der Mangel an Vergleichsmaterial läßt die Aufstellung eines neuen Taxons nicht zu.

Lagonosticta larvata larvata (Rüppell, 1840: Simien). ♂, ♀ Boma-Berge, Feb., Fll: 51, 48. — *Lagonosticta larvata* ssp. ♂, ♀ w der Boma-Berge, Feb., Fll: 49, 51. — *Lagonosticta larvata nigricollis* Heuglin, 1863: Djur-Fluß, S-Sudan. 7♂, 3♀ Boro-Fluß, März, Apr., Fll: 51—54; ♂, ♀ Mt. Korobe, Juli, Fll: 54, 52; ♂, 2♀ Raffili, Sept., Fll: 51—52. — Hall & Moreau (1970) verleihen drei der vier Unterarten des Larvenamaranten den Status von Semispezies, also in Entstehung begriffener Arten. Andere Autoren betrachten diese Formen sogar als zwei Arten angehörig (Wolters 1979: *Lagonosticta vinacea nigricollis* und *L. larvata*), andere erkennen jede Form als eigene Art an (u. a. Hall & Moreau 1962). Die Entscheidung ist schwer, da ein Sympatriennachweis nicht erbracht werden kann, weil die Verbreitungsgebiete der einzelnen Formen disjunkt sind.

In diesem Zusammenhang ist der Fund zweier Stücke westlich der Boma-Berge von Interesse. Ein semiadultes ♂ mit einigen braunen Federn im schwarzen Unterbauchgefieder ist oberseits bräunlichgrau gefärbt, der rote Nackenring nur schwach angedeutet. Das schwarze Gesicht ist deutlich von der braungrauen Kopfplatte abgehoben. Die Grundfärbung der Unterseite ist in Rot- und Grautönen intermediär zwischen Stücken aus den Boma-Bergen und vom Mt. Korobe. Diese Merkmale könnten durchaus als Charakteristika einer Jugendfärbung gedeutet werden, wenn nicht das mitgefangene ad. ♀ in der Färbung ebenfalls intermediär wäre. Der Schnabel des ♂ entspricht in der Größe dem von *larvata*; der des ♀ ist leider beschädigt. Es bleibt zu klären, ob die beiden Stücke wirklich Mischformen von *nigricollis x larvata* darstellen oder einer Population von *larvata* angehören.

Lagonosticta senegala ?ruberrima Reichenow, 1903: Bukoba. ♂ Torit, Nov. — *Lagonosticta senegala rhodopsis* (Heuglin, 1863: Wau). ♂, ♀ Juba, Jan. — *Lagonosticta senegala brunneiceps* Sharpe, 1890: Maragaz, Eritrea. ♂, ♀ Boma-Berge, Feb. — Unter *Lagonosticta senegala rhodopsis* faßt White (1963) alle im Südsudan verbreiteten Senegalamaranten zusammen. Die Stücke aus den Boma-Bergen sind jedoch durch kältere Brauntöne unterscheidbar. In seinem hellen Zinnoberrot fügt sich der Amarant aus Torit unserer dunklen weinroten Serie von *L. s. ruberrima* aus Kenya eindeutig ein. Steinbacher & Wolters (1965) erwähnen auch ein rotes Individuum von Kamisa (Sennar), das an *ruberrima* erinnert, dessen Rot jedoch wie unsere Exemplare einen anderen Farbton aufweist. Reichenow (1904) nennt *ruberrima* auch von Redjaf, am Weißen Nil.

Uraeginthus bengalus bengalus x *ugandae*[Syn. = *Uraeginthus bengalus perpallidus* (Neumann, 1905: Kaka, Weißer Nil)]. 2♂, ♀ Jebel Lado, Sept.; ♂ Maridi, Feb.; 2♂, ♀ Boro-Fluß, März; ♂ Raffili, Sept.; ♀ Tendalo, Jan.; Fll: 50—52. — *Uraeginthus bengalus bengalus* x *schoanus*. ♂, ♀ Nathilani, Dez., Fll: 53. — Vögel aus dem Südsudan sind für keine Unterart typisch und müssen als Übergangsformen angesehen werden. Wenn man *perpallidus* abtrennt, müßten die westlichen Formen *U. b. perpallidus* x *ugandae* heißen; *perpallidus* ist jedoch nur fraglich von *bengalus* unterscheidbar. Terrae typicae der Formen *perpallidus* (Kaka, Weißer Nil) und *bengalus* („Senegal'', von van den Elzen & Wolters 1978 auf St. Louis restringiert) liegen in der nördlichen Savannenzone Senegals und sind offenbar dasselbe. *U. b. ugandae* Zedlitz, 1911: Entebbe stehen die westlichen Individuen näher, die beiden Vögel von Nathilani tendieren durch ihre größere Flügellänge zu *U. b. schoanus* Neumann, 1905: Ejere, Shoa, Fll: 52—55, sofern man dieses Taxon anerkennt.

Uraeginthus cyanocephalus (Richmond, 1897: Useri, Kilimanjaro). 2♂, 2♀ Grenze Sudan—Kenya, Dez., Fll: 54—57. — Die blasse, kleinflügelige nordöstliche Population wird auch als *U. c. muelleri* Zedlitz, 1912: Somalia abgetrennt. Ihre Flügellänge soll 49—54 betragen, während die südlicheren Stücke 54—59 lange Flügel besitzen. Sofern man die Spezies in Unterarten aufspaltet, müssen die Südsudanvögel zur Nominatform gestellt werden.

Euodice cantans cantans (Gmelin, 1789: Dakar, Senegal — Sclater & Mackworth Praed). ♂, ♀ Kasangar-Berg, Feb. — *Euodice cantans orientalis* (Lorenz & Hellmayr, 1901: Yeshbum, S-Arabien). ♂, ♀ Grenze Sudan—Kenya, Dez. — Vögel von der sudanesischen Grenze unterscheiden sich von Individuen von Kasangar-Berg durch grauere Farbtöne und vor allem durch deutlicher ausgeprägte Wellenzeichnung. Sie ähneln ostafrikanischen *E. c. orientalis* und wurden schon einer eigenen Subspezies zugeschrieben: *E. c. meridionalis* Mearns, 1913: Indunumura-Berge, Kenya. Mit topotypischen *c. orientalis* konnte nicht verglichen werden. Östlich des Nils lebende Silberschnäbelchen sollen keine typischen *cantans* darstellen, sondern bereits Übergänge zu *orientalis* zeigen: *E. c. inornata*, Mearns, 1913: Weißer Nil ist ein verfügbarer Name für diese Stücke.

Euschistospiza dybowskii (Oustalet, 1892: Oberer Kemo). ♂ Lotti, Okt. — Dies ist der östlichste Nachweis der Art. Sonst ist Dybowskis Tropfenastrild nur aus dem südwestlichsten Bahr-el-Ghazal-Gebiet (Li Rango) bekannt.

Othyphantes baglafecht ssp. (Daudin, 1802: Eritrea). 2♂, ♀ Maridi, Feb., Aug., Fll: 77, 75; ♀ Tambura, Feb., Fll: 74.

Othyphantes emini ssp. (Hartlaub, 1882: Agaru bei Nimule). 3♂, 3♀ Gilo, März, Apr., Aug., Nov., Fll: 79—80, 75—77.

Die Fülle der Ruhe- und Alterskleider sowie deren diverse Übergangsformen haben bei den Baglafecht-Webern zu unzähligen Beschreibungen neuer Formen geführt. Eine exakte Zuordnung diverser Namen zu ,,Kleidern'' ist bis heute schwer durchführbar und soll hier nur am Rande erwähnt werden. Viele Baglafecht-Weber brüten schon während des Ummauserns; die Beschreibung neuer Formen nach ,,Brutvögeln'' trifft also nicht unbedingt das fertig vermauserte Prachtkleid. Als Beispiel sei *O. zaphiroi* (Grant, 1902: Harar) genannt. Hier wurde ein ummauserndes *emini*-♀, das vom Nest geschossen wurde, als neue Art beschrieben. Regionale Unterschiede in der Brutzeit und deren Abhängigkeit vom Niederschlag komplizieren die Erfassung von Verbreitungsgrenzen vieler Formen weiter. Noch dazu tragen Vögel südlicher Breiten kein Ruhekleid.

Vom Tiefland des westlichen Südsudans wurde die grünrückige, weißbäuchige Unterart *O. baglafecht eremobius* (Hartlaub, 1887: Chor Mabrue) beschrieben. Auf den Imatong-Bergen lebt eine angeblich gelbbäuchige Form, deren Oberseite von Cave & Macdonald (1955) als ,,olivgrün mit verwaschenen dunklen Stricheln'' angegeben wird. White (1963) zählt Tieflandvögel östlich des Nils zu *emini*, westlich des Nils zu *eremobius* und die Gebirgsformen zur Nominatrasse von *baglafecht*. Dieser Benennung stehen die Angaben in Peters' Checklist (1968) und Cave & Macdonald (1955) zur Seite. Nach den uns vorliegenden Vögeln der Imatong-Berge handelt es sich in keinem Fall um Nominat-*baglafecht*-Weber. Beide Geschlechter tragen schwarze Schultern und schwarze Rücken, Kennzeichen der Art *emini*. Die großen Unterschiede in der Verteilung von Weiß und Gelb auf der Unterseite (Abb. 8) lassen den Verdacht aufkommen, daß Weißbäuchigkeit in dieser Gruppe ganz allgemein auf eine Umfärbungsphase zurückzuführen ist und die Form *emini* ein Mauserstadium der später beschriebenen gelbbäuchigen und schwarzrückigen *reichenowi* (Fischer, 1893: Arusha), die kein Ruhekleid besitzt, darstellt. Aus tiergeographischen Überlegungen scheint es uns wünschenswert, die (im Prachtkleid) schwarzrückigen (*emini*) von grünrückigen Formen (*baglafecht*) zu trennen: ob als Art oder „nur" als Unterartengruppe, sei dahingestellt. Diese Frage ist anhand von Balgmaterial derzeit nicht zu lösen. Hall & Moreau (1970) stellen alle als Unterarten zu *baglafecht*, da es ihrer Ansicht nach Übergangsformen von schwarz- zu grünrückig gibt: als solche wurde z. B. *O. baglafecht fricki* Mearns, 1913: Aletta eingestuft: die mehr oder weniger stark ausgeprägte grüne Verwaschung im schwarzen Rückengefieder kann aber unseres Erachtens genausogut als geographische Variation der schwarzrückigen Art *emini* gedeutet werden.

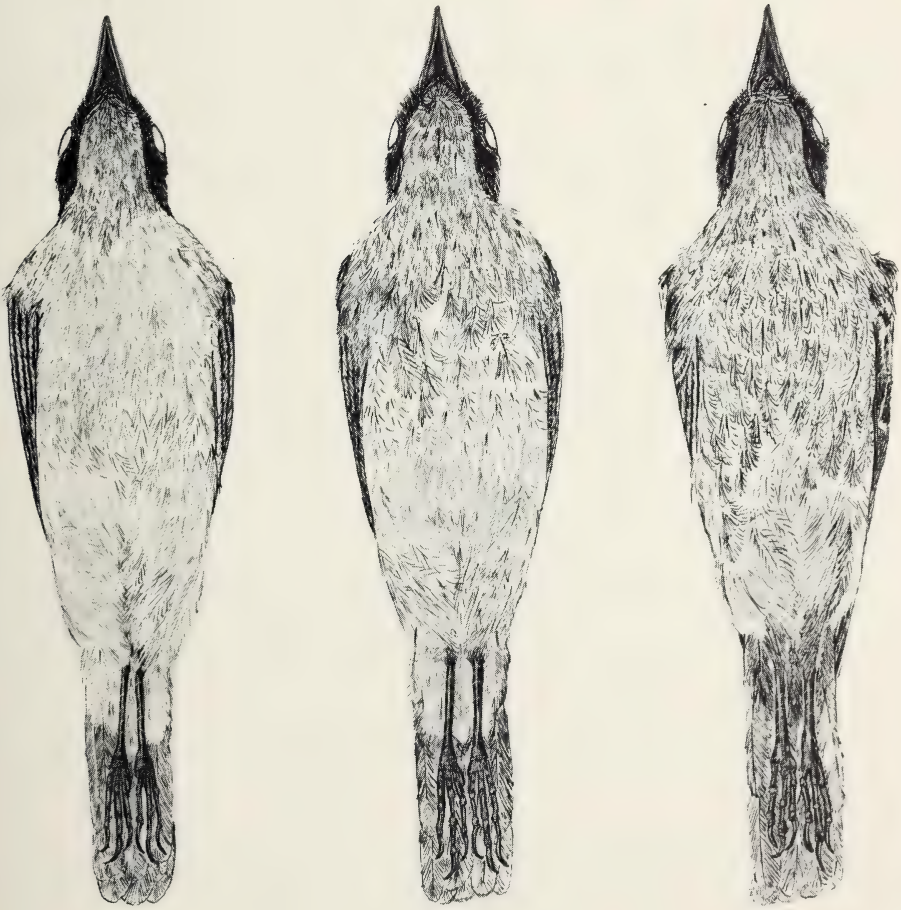


Abb. 8: Mauserstadien von *Othyphantes e. emini*. Von links nach rechts: ♂ Gilo 9. 3. 1978; ♂ Gilo 30. 4. 1978; ♂ Gilo 4. 8. 1979. Erläuterungen im Text. Zeichnung K. Döring.

Die grünrückigen Sudanvögel, von denen zu wenig Material vorliegt, um im Augenblick entscheiden zu können, ob sie auch östlich des Nils im Tiefland verbreitet sind, müßten demnach, wie allgemein üblich, *O. baglafecht eremobius* heißen. Von Nominat-*baglafecht* unterscheidet sie die geringere Flügellänge: 74—77 gegen 76—86. Die Imatong-Vögel sowie die Weber des südöstlichen Äthiopien wären demnach aller der Art *emini* zuzuschreiben; die Stücke aus den Imatong-Bergen unterscheiden sich in der Größe und Rückenfärbung nicht von 2♂, die Nikolaus in Yabello und Awasa, S. Äthiopien im Prachtkleid (Juli) sammelte, unterseits liegen die größten Unterschiede in der Ausprägung der Gelbfärbung, die, wie eingangs erwähnt, auf das jeweilige Mauserstadium zurückzuführen ist: das Jabello-♂ zeigt nur wenig weiße Federchen im Unterbauch, das Awasa-♀ keine weiße Feder mehr; Bürzel beider Tiere sind grün. Die Imatong-Tiere vom März und April zeigen nur Kopf und Kehle bis Brust ungefärbt, der Rücken ist eisgrau, die Unterseite cremeweiß, bei den ♀ braun verwaschen. Das ♂ vom August ist unterseits zu ¾ gelb umgefärbt, nur die Mitte des Bauches zwischen den Beinen ist noch weiß, Hosen sowie Unterschwanzdecken bereits gelb; der Bürzel dieses Individuums ist grün, mit einzelnen grauen Federn durchsetzt. Es ist sicher, daß dieser Vogel bis zur völligen Gelbfärbung vermausert hätte.

Als Formen des NO-afrikanischen Raumes wären nach unserem Einteilungsvorschlag zu nennen:

grünrückig mit Ruhekleid: *Othyphantes baglafecht baglafecht* (Daudin, 1802: Eritrea), *Othyphantes baglafecht eremobius* (Hartlaub, 1887: Chor Mabrue); ohne Ruhekleid: *Othyphantes baglafecht stuhlmanni* (Reichenow, 1893: Bukoba) [? = *Othyphantes baglafecht sharpei* Shelley, 1890: SW Tanganyika];

schwarzrückig mit Ruhekleid: *Othyphantes emini emini* (Hartlaub, 1882: Agaru) [= ? Syn. *O. emini fricki* Mearns, 1913: Sidamo]; ohne Ruhekleid: *Othyphantes emini reichenowi* (Fischer, 1884: Arusha).

Textor vitellinus vitellinus (Lichtenstein, 1823: Senegambia). ♂, ♀ Renk, Feb.; juv. ♂ Erkowit, Okt. — *Textor vitellinus uluensis* (Neumann, 1900: Machakos, Kenya). 2♂, ♀ Juba, Sept., Jan.; 2♂ Lado, März, Sept.; ♂, ♀ Raffili, Sept.; ♂, ♀ Agwok/Wau, Jan.; ♂, 3♀ Kapoeta, Dez.; ♂, ♀ Tendalo, Jan. — Die nördliche Nominatform unterscheidet sich von der südlichen durch bräunlicheres, nur grün überhauchtes Rückengefieder, das Grün des Bürzels ist reiner und heller als bei *uluensis*.

Coliuspasser capensis xanthomelas (Rüppell, 1840: Temben). 3♂, ♀ Gilo, März, April. — *Coliuspasser capensis crassirostris* (Og.-Grant, 1907: Ruwenzori). ♀ Kajiko-N, Juli. — Cave & Macdonald (1955) bezeichnen Südsudanvögel als *C. c. xanthomelas*; White (1963) schreibt sie der Uganda-Form *crassirostris* zu. Beide unterscheiden sich hauptsächlich durch verschiedenen Schwanz-Flügel-Index voneinander; *crassirostris* durch besonders breiten

(7 mm nach der Originalbeschreibung) Schnabel. Da letzteres Merkmal nur für unser ♀ vom Aloma-Plateau zutrifft, gliedern wir die Gilo-Vögel der äthiopischen Population *xanthomelas* an.

Vidua (Tetraenura) fischeri (Reichenow, 1882: Usega). ♂ Kapoeta, Dez. — Die von Nikolaus gesammelte Strohwitwe ist das erste Belegexemplar für den Sudan. Nikolaus (1979) vermutete *Uraeginthus cyanocephalus* als Wirt dieser Art; *Granatina ianthinogaster*, die als Wirt dieser Art nachgewiesen ist, kommt ebenfalls in diesem Gebiet vor.

Gymnoris dentata dentata (Sundevall, 1850: Abu Saad, Blauer Nil). ♀ w Kapoeta, Dez.; 3♀ n Tambura, Feb.

Gymnoris pyrgita pyrgita (Heuglin, 1862: Keren) [Syn. = *Gymnoris pyrgita kakamariae* Stoneham, 1925: N Karamoja]. ♂, ♀ Jebel Kasangor, Feb.; ♂, ♀ Nataporoputh-Berge, Dez.

Die Verbreitungsgebiete der beiden Allospezies überschneiden einander im östlichen Sudan. Der Große Kehlsperling brütet im Sudan offensichtlich zur gleichen Zeit wie der Kleine.

Serinus (canicollis) flavivertex (Blanford, 1869: Adigrat). 3♂, ♀ Gilo, Okt., Nov. — Der Gelbscheitelgirlitz wurde von Nikolaus (1979) zum ersten Mal für den Sudan nachgewiesen. Die Individuen von den Imatong-Bergen sind in der Färbung mit Stücken aus Kenya identisch: ihre Schwanzfedern sind dunkel, nur die Säume gelbgrün. Die Rassengruppe *flavivertex* ist somit auf allen Hochgebirgen Ostafrikas vertreten.

Dendrospiza citrinelloides citrinelloides (Rüppell, 1840: Simen). ♂ Nagishot, Dez.; 15♂, 10♀ Gilo, Jan., Feb., März, Juli, Aug., Okt., Nov.; 2♂ Talanga-Wald, Juli, Okt. — Feinschnabelgirlitze von den Didinga- und Imatong-Bergen sind mit der Population aus S-Äthiopien identisch. Die Determination nahm P. Britton vor, der demnächst eine Revision der *citrinelloides*-Gruppe veröffentlichen wird.

Ochrospiza mozambica barbata (Heuglin, 1864: Bahr-el-Ghazal, Abb. 1). 2♀ Maridi, Feb.; ♀ Boro-Fluß, März; ♀ Tambura, Feb.; ♂ Raffili, Sept.; ?3♂ Lado, März, Sept. — *Ochrospiza mozambica grotei* (Sclater & Praed, 1931: Sennar). 3♂ w Boma-Berge, Feb. — ♂ der beiden Unterarten sind nur schwer, ♀ durch das Vorhandensein oder Fehlen einer dunklen Tropfenzeichnung an der Kehle leicht voneinander zu unterscheiden. *O. m. barbata* soll nach Cave & Macdonald (1955) westlich, *grotei* östlich des Nils auftreten. 3♂ aus Lado (Fll: 63, 65, 66) lassen sich keiner der beiden Formen eindeutig zuordnen und könnten Übergangsformen darstellen.

Galerida cristata altirostris Brehm, 1855: Akasheh, Nubien. — *Galerida cristata isabellina* Bonaparte, 1850: Khartoum. 3♂, 2♀ New Halfa, März; ♂ Suakin, März; ♂ imm. Erkowit, Okt. — Stücke aus New Halfa (*isabellina*) und solche aus Erkowit und Suakin (*altirostris*) (White, 1961) sollten sich durch rötlichbeige anstelle grauer Gefiederfarben unterscheiden. Im Vergleich mit 4 topotypischen *isabellina*-♂, die A. Koenig am Weißen Nil bei Khartoum sammelte, und je 2 *altirostris* ♂, ♀ aus Nubien erscheinen alle Haubenlerchen der Nikolaus-Sammlung als *G. c. isabellina*.

Eremopterix nigriceps albifrons (Sundevall, 1850: Nubien). 2♂ Inderaba, März. — *Eremopterix nigriceps melanauchen* (Cabanis, 1851: Dahlak). ♂, 2♀ Derubeb, März; 4♂ östl. Haiya, März; ♂, ♀ New Halfa, März. — *Eremopterix nigriceps sincipitalis* (Blyth, 1867: Aden). — Bei den Weißstirnlerchen unterscheiden sich die beiden Individuen aus Inderaba durch breite weiße Stirn- und Nackenflecken eindeutig von allen anderen durch Nikolaus gesammelten

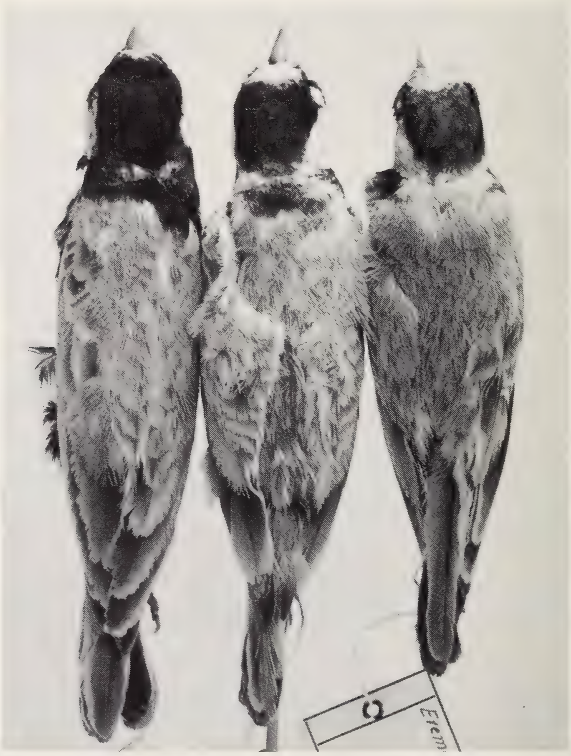


Abb. 9: Unterarten von *Eremopterix nigriceps*. Von links nach rechts: *E. n. sincipitalis*, Djibouti; *E. n. melanauchen*, Haiya; *E. n. albifrons*, Wadi Naga. Alles ♂. Foto E. Schmitz.

Exemplaren. Diese zeigen eine auffallende Variabilität in der Ausdehnung der schwarzen Kopfplatte. White (1961) gibt den Nil als Grenze zwischen *albifrons* und *melanauchen* an. Ein Vergleich des Nikolaus-Materials mit Sammelstücken A. Koenigs zeigt typische *melanauchen*, bei denen sich die schwarze Kopffärbung hinter dem weißen Nackenring fortsetzt, nur aus Haiya und Derudeb, unseren östlichsten Fundorten (Abb. 9). Vögel aus der Nähe von New Halfa und Fundorten am Westufer des Nils müssen als intermediär gelten (Wadi Mari-Oum, Wadi Naga, Meroe). Nicht unerwähnt bleiben soll eine dritte Unterart der Weißstirnlerchen, *E. n. sincipitalis*, die gelegentlich entlang des Ufers des Roten Meeres auch im Süden auftritt (Cholmley, 1897). Das ZFMK-Bonn besitzt einige Stücke aus Eritrea, die genau der Beschreibung Cholmleys entsprechen (Abb. 9), Peters (1960) führt die Form, unberechtigterweise, als Synonym von *melanauchen*.

Alaemon alaudipes alaudipes (Desfontaines, 1789: ,,Tunis''). *Alaemon alaudipes meridionalis* (Brehm, 1854: Dongola). ♂ Inderaba, März. — *Alaemon alaudipes desertorum* (Stanley, 1814: Amphila Island). 2♂, ♀ w New Halfa, März; ♂, ♀ ö Haiya, März; ♀ Suakin, Nov. — Wir konnten die westsudanesische Wüstenläuferlerche nicht von anderen Nordwestafrikanern unterscheiden und bezeichnen sie als Nominatform.

Mirafra rufocinnamomea ssp. ♂ ö Torit, ♂ w Boma-Berge, Jan., Feb. — Mangels Vergleichsmaterials ließen sich die beiden Bälge nicht eindeutig zuordnen. Das Stück aus Torit ist dunkler weinrot als das von den Boma-Bergen. Beschreibung und Verbreitungsangabe bei White (1961) zufolge könnte es sich um *Mirafra rufocinnamomea torrida* Shelley, 1882: Ugogo handeln; das Boma-Individuum wäre nach Urban & Brown (1971) *M. r. omoensis* Neumann, 1928: Jimma.

Emberiza tahapisi septemstriata Rüppell, 1840: Gondar, Äthiopien. ♀ Jebel Kasangar, Feb., Fll: 76. — *Emberiza tahapisi goslingi* (Alexander, 1906: Mbime, N-Nigeria). ♂, 4♀ n Boro-Fluß, März, April; ♀ Rikki-Fluß, April; Fll: 74; 69, 70, 70, 72, 72. — Für *Emberiza tahapisi* aus dem Bahr-el-Ghazal trifft die Beschreibung topotypischer *goslingi* nicht zu, die eine deutlich blassere Unterseite aufweisen sollen als *septemstriata*. Zwei *E. t. goslingi* aus Nordkamerun sind am Unterbauch auch tatsächlich wesentlich heller gefärbt. Der Übergang von *goslingi* zu *septemstriata* scheint demnach klinal zu verlaufen; Flügellängendifferenzen (69—74 *goslingi* und 72—81 *septemstriata*) und der etwas kältere Farbton der *goslingi*-Stücke bleiben Unterscheidungskriterien.

Emberiza flaviventris caryochroa (Clancey, 1968: Ngong, Nairobi). ♂ Nathilani, Dez., Fll: 81. — Clancey (1968) bezieht die Gelbbauchammern-Populationen des Südsudan in sein Taxon mit ein. *E. f. caryochroa* ist südlich der kleinen *E. f. flavigastra* (Fll: 72—75) verbreitet. Unser Stück stimmt in der

Färbung eindeutig mit frischvermauserten ♂ aus Tansania überein. Unterschiede in der Gefiederfärbung zwischen *caryochroa* und *kalaharica* (10 Individuen aus Tansania mit 6 Individuen aus Botswana und dem Okawango verglichen) sind nur gering; markant ist jedoch der feinere Schnabel der ostafrikanischen Form. Schnäbel von *caryochroa*: Länge: 12—13,2; Breite: 5,4—6,4; Schnäbel von *kalaharica*: Länge: 12—12,8; Breite: 6—6,5. Flügellängen betragen für *caryochroa*: ♂ 82—86; ♀ 67—79; für *kalaharica*: ♂ 83—86; 1♀ 81.

White (1963) stellt auch die südwestafrikanischen *E. f. princeps* Clancey & Winterbottom, 1960: Windhoek als Synonym zu *kalaharica*: 14♂ aus Namibia und Angola messen jedoch in der Flügellänge ♂: 83—89; ♀: 80—83, sind also u. a. auch nach der Größe von *kalaharica* zu unterscheiden.

Emberiza affinis forbesi (Hartlaub, 1882: Lado). 3♂ w Boma-Berge, Feb., Fll: 73, 73, 75; ♂ Mt. Korobe, Juli, Fll: 73. — *Emberiza affinis omoensis* Neumann, 1905: Schetie, Äthiopien. — White bezieht die Boma-Berge in das Verbreitungsgebiet der Form *omoensis* ein, Cave & Macdonald nennen *forbesi* für diese Region. *Omoensis* ist düster und kälter braun am Rücken, und ♂ weisen ausgeprägte dunkle Schaftflecken auf. Diese Merkmale passen auf ein ♂ aus Gambela, Äthiopien, unser einziges Vergleichsstück. Die 3♂ von den Boma-Bergen lassen sich nicht von dem Vogel vom Mt. Korobe unterscheiden, sind jedoch deutlich heller und am Rücken weniger ,,gefleckt'' als das ♂ von Gambela.

Acrocephalus stentoreus cf. *stentoreus* (Hemprich & Ehrenberg, 1833: Damietta, Ägypten). ♂, 3♀ Suakin, März, Aug.; Fll: ♂ 80, ♀ 80, 80, 82. — Der Stentorrohrsänger ist ein Neunachweis für den Sudan, diese Exemplare sind die einzigen Belegstücke von der Rotmeerküste: das Jungtier, das Heuglin (1869) auf der Insel Massaua erlegte, scheint unauffindbar; laut Smith (1957) sammelte Kittenberger ebenfalls in Assab, Eritrea, einen Stentorrohrsänger, der beim Brand des Budapester Museums verloren ging.

Stresemann & Arnold (1949) rechnen das Heuglin'sche Stück von Massaua zur Nominatform. *A. s. brunnescens* wird als Wintergast bzw. als Standvogel der Mangrovesümpfe im Oman (Batinah) (Gallagher & Woodcock 1980) und von der Mekkran-Küste (Ticehurst, 1922) genannt. Heuglin, der weitere Stentorrohrsänger um Suez, längs der Samahr-Küste und der Somali-Küste beobachtete, vermutete, daß der Stentorrohrsänger in Nordostafrika Standvogel ist. Dies bestätigte auch Nikolaus (in litt.).

Eine genaue Subspezies-Determination ist nur bei Vögeln im gleichen Gefiederzustand möglich: starke Färbungsunterschiede zwischen Vögeln in frischvermausertem und abgetragenem Gefieder erschweren die Diagnose. Die Suakinvögel zeigen blasse Farben: die Unterseite ist perlweiß bis graubeige; Federn des unteren Kehlabschnittes mit bräunlichen Schaftsstrichen, Unterschwanzdecken perlweiß. Oberseite olivgrau, Bürzel und Enden der Schwanzfedern deutlich aufgehellt. Weißes Supercilium und dunkler Zügel vorhanden.

Nikolaus verglich im British Museum unser Material mit ägyptischen *stentoreus* und fand unter diesen 2♂, die in der Färbung zu der Rotmeer-Population passen: ♂ Eudas, Apr., BM-Nr. 1941.5.30.4201; ♂ Damietta, März, BM-Nr. 95.5.1.380; Fll: 81; 79. Da Damietta terra typica von *stentoreus stentoreus* ist, nennen wir die Suakin-Vögel auch so; sie scheinen im Durchschnitt aber größere Flügel zu besitzen. Nach Williamson (1960) messen *s. stentoreus* aus Ägypten im Durchschnitt 78,14; *brunnescens* 86,8 und Suakin-Vögel (Lebendmaße nach Nikolaus) 81 bzw. 80.

Acrocephalus baeticatus cf. *hopsoni* Fry, Williamson & Ferguson-Lees, 1973: Tschad-See. 3♂, 5♀ Suakin, März; Fll: 57, 58, 60; 57, 58, 59, 60, 60. — *Acrocephalus (baeticatus) cinnamomeus* Reichenow, 1908: Albert-See. ♂, ♀ Juba, Jan.; Fll: 54. — Auch der Gartenrohrsänger ist in den Mangroven von Suakin häufig. Unser Material lag Spezialisten zur Determination vor; eine Antwort steht noch aus. Wir nennen unsere Stücke Fry, Williamson & Ferguson-Lees (1973) folgend *Acrocephalus baeticatus*, die Suakin-Vögel *A. b. hopsoni*. Die acht Exemplare weichen in der Flügellänge (57—60) von der topotypischen Population (56,5—59) nur geringfügig ab. Die Schwanzproportionen (50—52) topotypischer Stücke liegen ebenfalls ähnlich (49—53). *A. cinnamomeus* wird von Clancey (1975) als eigenständige Art behandelt; er stellt *hopsoni* zu *A. dumetorum*.

Bradypterus alfredi Hartlaub, 1890: Albert-See. ♂ Gilo, Okt. — Der Graubrust-Buschsänger war bisher vom Sudan nicht bekannt. In Ostafrika finden wir ihn als Montanwaldbewohner entlang des Zentralafrikanischen Grabens; Ash (1977) wies ihn in Äthiopien nach. Hall & Moreau (1970) vermerken, daß er in Zambia (Mwinilunga) Wälder des Tieflands bewohnt. Gilo ist in Sekundärvegetation gelegen (Nikolaus, 1979).

Cisticola (Drymodyta) natalensis strangei (Fraser, 1843: Accra). ♂ Maridi, Aug., Fll: 77, Schwl: 56; ♂ Nibot-See, Jan., Fll: 70, Schwl: 65; ♂ Boro-Fluß, März, Fll: 70, Schwl: 64. — *Cisticola (Drymodyta) natalensis argentea* Reichenow, 1905: Umfudu. 2♂ w Boma-Berge, Feb., Fll: 69, 70, Schwl: 58, 61,5. — Der Strichelcistensänger westlich der Boma-Berge ist insgesamt breiter gestreift und weniger braun als Exemplare aus dem Südwest-Sudan. Unser Stück ist außerdem heller gefärbt; dies fällt besonders an der Kopfpartie auf. White (1962a) unterscheidet nicht zwischen *C. n. strangei* und *C. n. valida* Heuglin, 1864: Wau. Uns fehlt Vergleichsmaterial, um über die Validität dieses Taxons zu entscheiden.

Cisticola (Drymodyta) bodessa cf. *bodessa* Mearns, 1913: Bodessa, Äthiopien. ○ Boma-Berge, Feb., Fll: 71. — Ein Vergleich mit der südwestäthiopischen Form *C. b. kaffensis* Erard, 1974: Kaffa konnte nicht durchgeführt werden. Nach den Maßen und Verbreitungsangaben in Erard (1974) ist das Sudanstück wohl eher der Nominatform zuzurechnen, obwohl nach tiergeographischen Überlegungen auch die Zugehörigkeit zu letzterer Form nicht ausgeschlossen ist.

Cisticola (Drymodyta) cinereola Salvadori, 1888: Äthiopien. ♂, ♀ Kapoeta-Lokichokio, Dez. — Ebenfalls erstmals für den Südsudan belegt ist der ostafrikanische Graucistensänger (Nikolaus, 1979).

Cisticola (Threnolais) cantans concolor (Heuglin, 1869: Weißer Nil). 3♂, 2♀, juv. Mt. Korobe, Juli; ♂ Raffili, Sept.; ♂ Mongalla, Okt.; ♂, ♀ Tapari-Fluß, Feb.; ♂ Lado, März; ♀ Didinga-Berge, Feb.

Cisticola (Threnolais) erythrops sylvia Reichenow, 1904: Ulegga, Uganda. 2♂, ♀ Tambura, Feb., Fll: 53—57; ♂, ♀ Tapari-Fluß, Feb., Fll: 59, 54. — *Cisticola (Threnolais) erythrops pyrrhomitra* Reichenow, 1916: Gallaland. 2♂, 2♀ Gilo, Feb., Aug., Nov., Fll: 60, 54, 56; ?♂ Maridi, Feb., Fll: 59.

Die Formen der *Cisticola-cantans*-Superspezies sollen in Ostafrika nach Höhenstufen getrennt leben; *erythrops* soll tiefere Lagen bevorzugen (Hall & Moreau 1970). Nikolaus sammelte im Februar am Tapari-Fluß beide Arten, die keine Gonadenaktivität zeigten. Unser höchstgelegener Fundort für *cantans* lag am Fuße des Mt. Korobe (ca. 1000 m), *C. erythrops* sammelte Nikolaus auch über 1900 m in Gilo.

Der Rotgesicht-Cistensänger ist im Südsudan in zwei Unterarten verbreitet: in Gilo finden wir die äthiopische Form *pyrrhomitra*, am Tapari-Fluß und in Tambura die Uganda-Form *sylvia*; logischerweise müßte hierher auch der Vogel aus Maridi gehören: er ist jedoch stark rot überflogen und ähnelt eher äthiopischen Stücken. Wir bezeichnen die westsudanesischen Vögel unter Vorbehalt als *C. erythrops sylvia* x *pyrrhomitra*.

Apalis (Urorhipis) rufifrons rufifrons (Rüppell, 1840: Eritrea). ♂ ö Nataporoputh-Berge, Dez. — *Apalis (Urorhipis) rufifrons* [*rufifrons* x] *smithii* (Sharpe, 1895: Webi Shebeli). 2♂ Grenze Sudan—Kenya, Dez., Fll: 49, 45. — Beide südlichen Individuen zeichnen sich durch ausgedehnte rote Kopffärbung, rötlichen Nacken und einen längeren Superciliarstreifen aus. Die weißen Flecken auf den Flügeldecken sind nicht viel größer als beim Stück aus den Nataporoputh-Bergen. Im südöstlichen Teil des Sudan besteht eine Übergangszone zwischen den Formen *rufifrons* und *smithii*, der vermutlich alle drei Individuen angehören, wenn dies phänotypisch auch nicht zu erkennen ist.

Sylvietta brachyura brachyura Lafresnaye, 1839: Senegambia. ♂, ♀ Diofo-Fluß, Apr.; ♂, ♀ Nibor-See, Jan.; ♂ Raffili, Sept.; 2♂ Mt. Korobe, Juli; ♀ Juba, Jan.; ♂ s Renk, Feb. — *Sylvietta brachyura carnapi* Reichenow, 1900:

O-Kamerun [Syn. = *Sylvietta brachyura dilutior* Reichenow, 1916: Ruwenzori]. 3♀ Gilo, Jan., Feb., Apr. — *Sylvietta brachyura leucopsis* Reichenow, 1878: Tana-Fluß. 2♂ Grenze Sudan—Kenya, Dez.; ♂, ♀ Jebel Kasangar, Feb.; 3♂ Nataporoputh-Berge, Dez. — Die Braunbauchsylvietta ist in drei Unterarten im Sudan verbreitet (Abb. 7): der Hochlandform des zentralafrikanischen Grabens, *dilutior*, der Westafrika-Tieflandform *brachyura* und der östlichen Tieflandform *leucopsis*.

White (1962a) zieht *dilutior* unter Vorbehalt zur westafrikanischen *carnapi*. Wir halten die Benennung *dilutior* aus rein tiergeographischen Erwägungen für richtiger; genaue Klärung kann erst nach Vergleich großer Serien erfolgen. Die Tieflandform *brachyura* soll ihre Verbreitungsgrenze am westlichen Nilufer finden. Unser Nord-Kameruner Vergleichsmaterial unterscheidet sich nicht von den Sudan-Tieflandvögeln (Sammlung Nikolaus und A. Koenig) und gleicht einem Stück aus Gambela, SW-Äthiopien. Somit erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der Nominatform östlich des Nils bis Äthiopien (s. a. Urban & Brown, 1971). Die dritte Unterart, *leucopsis*, ist nur in den Trockengebieten des äußersten SO-Sudan anzutreffen.

Eremomela (pusilla) canescens Antinori, 1864: Bahr-el-Ghazal. ♂ Raffili, Sept.; 2♂ Mt. Korobe, Juli; ♂, 2♀ Lado, März; ♀ Juba, Jan.; ♂ w Boma-Berge, Feb. — Die Graukopferemomelas zeigen sich in ihrer Färbung sehr heterogen. Dunklen, reingrauen Kopf (*canescens*-Merkmale), aber ohne weißes Supercilium zeigen zwei Vögel vom Mt. Korobe; braunere Kopfplatten, kein weißer Überaugenstreif sind bei äthiopischen Vergleichsstücken vorhanden: *E. (p.) (c.) abyssinica* Bannerman, 1911: Omo-Fluß; diese Unterart soll sich entlang des Sobat-Flusses bis in den Ostsudan erstrecken. Die Individuen westlich der Boma-Berge und ein ♀ aus Lado sind heller und grauer gefärbt; dunkler, aber nicht so intensiv wie die Stücke vom Mt. Korobe sind die 2 anderen Exemplare von Juba und Lado. In der Flügellänge zeigten sich keine Differenzen. Es scheint, daß sich östlich des Nils die Formen *abyssinica* und *canescens* vermischen.

Eminia lepida Hartlaub, 1881: Albert-See. 2♂, 2♀ Gilo, März, Aug., Sept.; ♀ Talanga-Wald, Okt. — Durch den Nachweis der Eminie für die Imatong-Berge erfährt der durch Tonbandaufnahmen erbrachte Beleg dieser Art in Äthiopien größeres Gewicht. Desfayes (1975) läßt seinen Nachweis nur bedingt gelten. *Eminia lepida* hat ihr Verbreitungsgebiet entlang des Ost- sowie Zentralafrikanischen Riffs.

Sylvia melanothorax Tristram, 1872: Jordan-Tal. ♀ Erkowit, Nov., Fll: 56. — Den Erstnachweis überwinternder Zyperngrasmücken für den Sudan erbrachte Nikolaus (1981). Als südlichster Fundort auf dem afrikanischen Festland galt bisher Ägypten (Gebel Elba, Goodman in litt.). Jennings (1981) erwähnt ein Februar-Exemplar aus Saudi-Arabien.

Turdus pelios pelios [x *centralis*?] Bonaparte, 1850: Fazogli. ♂, ♀ Juba, Jan.; ○ Lado, Jan.; ♂ Boma, Feb. — *Turdus pelios centralis* Reichenow, 1905: Wadelai, Uganda. 2♂ Boro-Fluß, März; ♂, 2♀ Kajiko S, Juli; ♀ Mt. Korobe, Juli. — Östlich des Nils verschwinden typische *centralis*-Merkmale; bereits Stücke von Lado (auch A. Koenig legit) und Juba zeigen gegenüber echten *centralis* aufgehelltere Brust, weißes Kinn, aber beigefarbene Kehle, die Unterschwanzdecken sind deutlich heller. In der Färbung der Oberseite variieren diese Individuen; alle sind jedoch immer noch dunkler als *pelios* aus Äthiopien, keines läßt einen aufgehellten Überaugenstreif erkennen. Das Stück aus den Boma-Bergen entspricht mit Ausnahme dunkel gesäumter Unterschwanzdecken *T. p. pelios*. Bei typischen *pelios* ist die Kehle weiß; ebenso gefärbt sind die Unterschwanzdecken. Das Weiß der Unterseite reicht bis zur vorderen Brust. *Centralis* hat gelblichbeige Kehle und Unterschwanzdecken, die teilweise braun eingesäumt sind.

Turdus abyssinicus ssp. 3♂, ♀ Gilo, Jan., März; ♂ Talanga-Wald, Okt.; ♂, ♀ Mt. Kinyeti, Apr., Dez. — In ihrer Gesamtfärbung sind Gmelindrosseln der Imatong-Berge sehr uneinheitlich. Cunningham van Someren & Schifter (1981) weisen auf die blasseren Farben der Vögel dieser Region hin, wenden aber weiterhin unter Vorbehalt den Namen *T. a. abyssinicus* Gmelin, 1789: Äthiopien auf diese Vögel an. Deutlich heller und damit der äthiopischen Nominatform am ähnlichsten sind Exemplare vom Mt. Kinyeti und Talanga-Wald; wesentlich dunkler und grauer sind oberseits Stücke aus Gilo und ähneln darin ostafrikanischen Formen. Ob sich dieses Phänomen auf eine vertikale Höhendifferenzierung, auf verschiedene Phänotypen einer Mischpopulation oder einen Klin zurückführen läßt, kann erst eine detaillierte Untersuchung anhand größeren Materials klären.

Turdus fischeri maxis Nikolaus, 1982: Lomoriti. ♀ Lomoriti, Okt., Fll: 109. — Die Nataldrossel war bisher nicht aus dem Sudan bekannt. Als Fundstellen sind in der Literatur neben Kenya und Südafrika nur SO-Zaire (Lusinga; Lippens & Wille 1976) bekannt. Eine genaue Beschreibung des neuen Taxons hat Nikolaus (1982) veröffentlicht. Durch orange-beige Unterschwanzdecken und größere Tropfenzeichnung an der Unterseite unterscheidet dieser Vogel sich von allen bisher bekannten Formen. Beides können jedoch Jugendmerkmale darstellen; der Vogel trägt an Kopf und Schultern die rostroten Flecken des Jugendkleides.

Empidornis semipartitus orleansi Rotschild, 1922: Redjaf. ♀ w Boma-Berge, Feb., Fll: 93. — In der größeren Flügellänge steht dieses Exemplar der Sudanform *orleansi* näher als der Nominatform aus Äthiopien, deren Flügellänge 85—89 betragen soll. In der Originalbeschreibung sind für *orleansi* Flügellängen von 92—95 angegeben. White (1963), der *E. semipartitus* nicht in Unterarten aufteilt, führt Flügellängen von Sudanvögeln mit 82(sic!)—95 an. Ost-

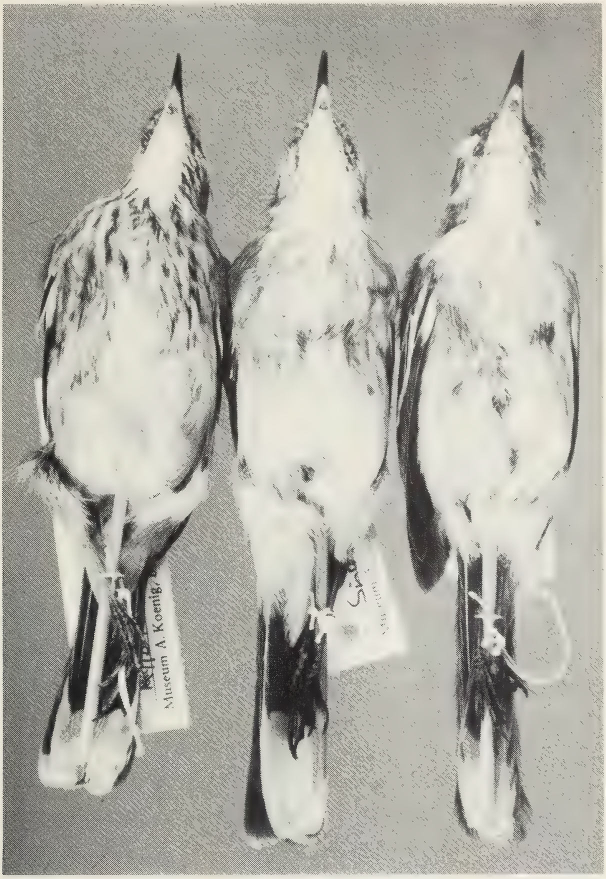


Abb. 10: Unterartengruppen von *Erythropygia leucophrys*: links *zambesiana* [= *vansomereni*] ♂, Raffili; Mitte *leucoptera* ♀, Nataporoputh-Berge; rechts *leucoptera* ♂, Abore, Äthiopien.

afrikanische *Empidornis semipartitus kavirondensis* Neumann, 1900: Kavirondo weisen mit 96—101 die längsten Flügel auf.

A. Koenig sammelte am Weißen Nil zwischen Kanissa und Gondokoro 6♂ und 3♀ (Fll: 91—94; 86—90), die er als *E. s. kavirondensis* bestimmte; sie stimmen in Flügellänge und Färbung mit 2 Vergleichsstücken aus Tanzania überein (95, 93). Nach seiner Bestimmung richtet sich auch Wettstein (1917), der seine Vögel aus S-Kordofan (Fll: 94) auch als *E. s. kavirondensis* bezeichnet. Deutlich verschieden sind zwei Vögel aus ,,Westkenya'', die silbriggraues Rückengefieder tragen und deren Flügel 99 und 100 messen. Nur diese Stücke halten wir für echte *kavirondensis*.

Ficedula parva parva (Bechstein, 1794: Thüringerwald). ♀ Erkowit, Nov., Fll: 67. — Wie die Zyperngrasmücke ist auch der Zwergschnäpper noch nicht für die afrotropische Region nachgewiesen. Als südlichsten Fundort gibt Vaurie (1959) Ägypten an. Der Zugweg führt die westpalaearktische Form über die arabische Halbinsel nach Indien und Pakistan.

Cossypha niveicapilla ssp. 1. 2♂, ♀ Gilo, Jan., März; ♂ Talanga-Wald, Aug.; ♂ Katire-Wald, Jan.; 2. ♂ Kajiko N, Juli; 2♂, ♀ Diofo-Fluß, Apr.; 3. ♀ Boma-Berge, Feb. — Der Weißscheitelrötel läßt im Sudan drei leicht unterscheidbare Formen erkennen: eine große, graurückige auf den Imatong-Bergen, eine tiefschwarze Niederungsform und eine braunrückige Form mit dunkel kastanienbraunem Bürzel, die in den Ausläufern des äthiopischen Hochlands vorkommt und sicher einer neuen Subspezies angehört. Eine eingehende Bearbeitung von *Cossypha-niveicapilla*-Formen plant R. van den Elzen.

Erythropygia leucophrys leucoptera (Rüppell, 1845: Shoa). ♂, ♀ Nataporoputh-Berge, Dez.; 2♂ Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Erythropygia leucophrys zambesiana* Sharpe, 1882: Tete [? Syn. = *Erythropygia leucophrys vansomereni* Sclater, 1929: Mokia, Ruwenzori]. ♂ Lado, Sept.; ♂ Raffili, Sept. — Cave & Macdonald (1955) bezeichnen *leucoptera* und *zambesiana* noch als verschiedene Arten; allgemein werden sie als Subspezies einer Art aufgefaßt. Nikolaus (in litt.) wies darauf hin, daß er am Jebel Lado beide Formen, allerdings zu verschiedenen Jahreszeiten, gefangen hat. Beide Unterarten unterscheiden sich hauptsächlich in der Streifung der Unterseite voneinander (Abb. 10). Ganz allgemein wurde bei der Gruppierung der Unterarten der Ausprägung der Bruststrichelung nur wenig Wert beigemessen. Uns erscheinen diese Unterschiede aber aus faunenhistorischer Sicht besonders wichtig. Phänotypisch lassen sich Weißbrauenheckensänger in drei Rassengruppen unterteilen. Wir geben hier einen kurzen Überblick:

1. Formen mit deutlich gestreifter Brust: *leucophrys*, *pectoralis*, *makalaka*, *strepitans*, *zambesiana* [= *vansomereni*], *brunneiceps*.
2. Populationen, die nur ein schmales, gestreiftes Kehlband tragen: *ovambensis*, *munda*, ? *ruficauda* (keine Stücke gesehen).
3. Formen mit nur andeutungsweise, fahl gestreifter Brust: *vulpina*, *eluta*, *leucoptera*.

Gruppe 2 ist in feuchteren Biotopen in SW- und im westlichen Zentralafrika, Gruppe 3 in Chapins (1932) ,,Somalia-Arid-District'' beheimatet. Die Formen mit deutlich gestreifter Brust finden wir im ostafrikanischen Hochland (nicht im äthiopischen, wo die Art offenbar fehlt) sowie im restlichen südlichen Afrika.

Materialdokumentation nicht kommentierter Arten

Non Passeres

Gallinula chloropus. ♀ imm. Suakin, Okt. — *Larus fuscus.* ○ imm. Suakin, Okt. — *Calidris alpina.* 2♂ Suakin, Nov. — *Gallinago nigripennis.* ♂ Gilo, Okt. — *Tringa glareola.* ♂ Juba, Okt. — *Vanellus (Lovivanellus) t. tectus.* 2♂, ♀ Gedaref, Juba, Okt., Nov. — *Charadrius leschenaultii.* ○ imm. Suakin, Nov. — *Charadrius p. pecuarius.* ♂ Juba, Sept. — *Gelochelidon n. nilotica.* ♀ Juba, Okt. — *Turtur (Tympanistria) tympanistria.* 2♂ Gilo, Talanga-Wald, Jan., Juli. — *Turtur afer.* ♂ Talanga-Wald, Sept. — *Turtur abyssinicus.* ♀ Torit, Dez. — *Aplopelia l. larvata.* 2♂ Gilo, Jan., April. — *Otus senegalensis senegalensis.* ♂ Rikki-Fluß, April. — *Kaupifalco monogrammicus.* ♂ imm. Gilo, Juli. — *Terathopius ecaudatus.* ♀ Mt. Korobe, Juli. — *Francolinus squamatus schuetti.* ♂, 2♀ Gilo, April. — *Coturnix d. delegorguei.* ♂, ♀ Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Centropus s. superciliosus.* ♀ Mongalla, Jan. — *Chrysococcyx c. cupreus.* ♂, ♀ Gilo, Talanga-Wald, Jan., Aug. — *Chrysococcyx k. klaas.* ♂, ♀ Gilo, Nataporoputh-Berge, Dez., Mai. — *Chrysococcyx caprius.* ♀ imm. Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Phoeniculus purpureus guineensis.* ♂ Diofo-Fluß, April. — *Phoeniculus aterrimus emini.* 2♂ Lado, Boma-Berge, Feb., März. — *Phoeniculus minor cabanisi.* ♀ imm. Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Phoeniculus bollei jacksoni.* ♀ Talanga-Wald, Okt. — *Halcyon m. malimbica.* ♀ Kajiko N, Juli. — *Alcedo semitorquata.* ♂, ♀ Boma-Berge, Feb. — *Alcedo quadribrachys guentheri.* ♂ Kajiko N, Juli. — *Alcedo (Corythornis) cristata.* ♂ Boro-Fluß, April. — *Merops (Dicrocercus) hirundineus heuglini.* ♂ Mt. Korobe, Juli. — *Merops (Melittophagus) oreobates.* ○, ♂, ♀ Gilo, Jan., März. — *Merops (Meropiscus) bulocki frenatus.* 2♀ Tonj, Rikki-Fluß, Jan., April. — *Merops orientalis cleopatra.* ♀ Juba, Jan. — *Apus caffer streubelii.* 2♂, 2♀ Gilo, März, April. — *Colius striatus jebelensis.* ♂, ♀ Gilo, März, Juli. — *Colius striatus leucophthalmus.* ♂ Maridi, Feb. — *Colius (Urocolius) macrourus griseogularis.* ♀ Torit, Sept. — *Colius (Urocolius) macrourus syntactus.* ♂, ♀ s Renk, Feb. — *Caprimulgus poliocephalus.* 2♀ Gilo, März, April. — *Caprimulgus donaldsoni.* ♂ Kapoeta, Juni. — *Caprimulgus inornatus.* ♂ Rikki-Fluß, April. — *Caprimulgus stellatus.* ♂ Grenze Sudan-Kenya, Mai. — *Caprimulgus pectoralis fervidus.* ♂ Kajiko N, Juli. — *Semeiophorus vexillarius.* ♂, ♀ Juba, Yei, Mai, Sept. — *Macrodipteryx longipennis.* ♂, ♀ Rikki-Fluß, Boma-Berge, Feb., April. — *Indicator (Melipodagus) variegatus.* ♂, ♀ Talanga-Wald, Mt. Kinyeti, April, Okt. — *Indicator indicator.* ♂ Tonj, Jan. — *Gymnobucco bonapartei cinereiceps.* 2♂, ♀ Talanga-Wald, Gilo, April, Okt. — *Pogoniulus ch. chrysoconus.* 6♂, 2♀ Rikki-Fluß, Wau, Raffili, Lado, Juba, Jan., April, Sept. — *Pogoniulus pusillus affinis.* 4♂ Nathilani, Nataporoputh-Berge, Dez. — *Tricholaema leucomelaena diademata.* 4♂, 2♀ Juba, Torit, Lado, Nataporoputh-Berge, Jan., März, Dez. — *Tricholaema l. lacrimosa.* ♂ Didinga-Berge, Feb. — *Tricholaema melanoce-*

phala stigmatothorax. 2♂, 2♀ Nataporoputh-Berge, Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Lybius guifsobalito*. ♂ w Boma-Berge, Feb. — *Lybius bidentatus aequatorialis*. 2♂ Maridi, Boma-Berge, Feb. — *Lybius rolleti*. 2♂ Boro-Fluß, Tonj, Jan., März. — *Lybius v. vieilloti*. 4♂, ♀ Raffili, Renk, Feb., Sept. — *Trachyphonus d. darnaudii*. 2♂ Juba, Lado, Jan., März. — *Trachyphonus margaritatus*. 2♂, ♀ Erkowit, Okt., Nov. — *Trachyphonus erythrocephalus versicolor*. 3♂ Nathilani, Dez. — *Trachyphonus purpuratus* cf. *elgonensis*. 2♀ Sahwe, Gilo, März, Aug. — *Campethera punctuligera balia*. ♂, ♀ Rikki-Fluß, April. — *Campethera caroli budongensis*. 2♀ Kajiko S, Juli. — *Mesopicos goertae* ssp. ♀ Kapoeta, Dez. — *Dendrocopos (Ipophilus) o. obsoletus*. ♂, 3♀ Erkowit, Lado, w Boma-Berge, Feb., Sept., Okt.

Passeriformes

Campephaga ph. phoenicea. 4♂ Raffile, Kajiko N, Boma-Berge, Feb., Juli, Sept. — *Campephaga quiscalina martini*. 3♂, 3♀ Gilo, Mt. Kinyeti, Lomoriti, Jan., April, Juli, Okt. — *Eurocephalus anguitimens rueppelli*. 3♀ Nataporoputh-Berge, Jeb. Kasangar, Dez., Feb. — *Prionops plumatus concinnatus*. 5♀ s Renk, Mt. Korobe, Feb., Juli. — *Prionops plumatus vinaceigularis*. 3♂ Nataporoputh-Berge, Dez. — *Nilaus a. afer*. 2♂, ♀ s Renk, Boma-Berge, Jan., Feb., Juli. — *Nilaus afer minor*. ♂, 2♀ Grenze Sudan—Kenya, Nataporoputh-Berge, Dez. — *Tchagra m. minuta*. 3♂, ♀, ○ Kajiko N, Talanga-Wald, Juli, Sept., Nov. — *Tchagra australis emini*. 4♂, 5♀ Tapari-Fluß, Maridi, Imatong-Berge, Didinga-Berge, Boma-Berge, Jan., Feb., April, Nov., Dez. — *Tchagra j. jamesi*. ♀ Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Lanius collaris*. ♂, ♀ Imatong-Berge, April, Aug. — *Lanius gubernator*. ○ imm. Mt. Korobe, Juli. — *Nicator chloris*. 5♂ Kajiko N, Katire-, Talanga-Wald, Jan., Juli, Aug. — *Chlorophoneus sulphureopectus similis*. 4♂, ♀ Raffile, Diofo-Fluß, Torit, Juba, Jan., April, Sept., Dez. — *Telophorus c. cruentus* [= *Tchagra c. cruenta*]. ♀ Erkowit, Nov. — *Laniarius luehderi*. 3♂, 2♀ Imatong-Berge, Jan., Feb., Okt. — *Laniarius erythrogaster*. ♂, 2♀, Diofo-Fluß, Jeb. Kasangar, Feb., April, Nov. — *Laniarius ferrugineus major*. 3♀ Raffili, Boro-Fluß, März, Sept. — *Laniarius ferrugineus aethiopicus*. ♀ Boma-Berge, Feb. — *Laniarius funebris*. 2♂, 2♀ Torit, Nataporoputh-Berge, Magoth, Feb., Dez. — *Dryoscopus gambensis malzacii*. ♂, 2♀ Torit, Nagishot, Feb., Sept. — *Dryoscopus gambensis erythreae*. 2♂ Boma-Berge, Feb. — *Dyaphorophyia c. castanea*. 2♂, 3♀ Imatong-Berge, Lotti-, Katire-, Talanga-Wald, Jan., Juni, Aug., Okt. — *Dyaphorophyia (blissetti) jamesoni*. ♂, ♀ Aloma-Plateau, Juli. — *Hyliota f. flavigaster*. ♂ w Boma-Berge, Feb. — *Phyllastrephus scandens orientalis*. ♂ Aza-Wald: Maridi, Juli. — *Phyllastrephus fischeri cabanisi*. 11♂, 5♀ Nagishot, Imatong-Berge: Lomoriti, Gilo, Kapoeta, Jan., Feb., März, Juni, Juli, Okt., Dez. — *Phyllastrephus strepitans*. ♂, 3♀ Didinga-Berge, Juba, Torit, Jan., Sept., Dez. — *Phyllastrephus a. albigularis*. 6♂, 5♀ Imatong-Berge: Talanga, Lotti, Katire, Jan., Juni, Juli, Okt. — *Phyllastrephus hypochloris*.

2♂, ♀ Lomoriti, Lotti-W., Okt. — *Andropadus latirostris eugenius.* 9♂, 5♀ Gilo, Talanga-W., Kajiko S, Nagishot, Jan., Feb., Mai, Juni, Juli, Okt., Dez. — *Andropadus gracilirostris congensis.* ♀ Talanga-W., Aug. — *Andropadus c. curvirostris.* 3♂, 3♀ Lotti-, Katire-, Lomoriti-, Talanga-W., Imatong-B., Jan., Aug., Okt. — *Chlorocichla l. laetissima.* 4♂, 2♀ Gilo, Talanga-W., März, Juli, Okt. — *Bleda syndactyla woosnami.* 6♂, 3♀ Katire-, Talanga-W., Kajiko S, Jan., Juni, Juli. — *Oriolus larvatus rolleti.* ♂ Torit, Dez. — *Oriolus nigripennis.* ♂, ♀ Lomoriti, Okt. — *Dicrurus ludwigii sharpei.* 2♂ Lomoriti, Okt. — *Dicrurus adsimilis divaricatus.* 3♂, 2♀ Mt. Korobe, Torit, Kapoeta, Magoth, Jeb. Kasangar, Feb., Juni, Juli, Dez. — *Elminia longicauda teresita.* 4♂, 2♀ Boro-Fluß, Gilo, Jan., März, Mai. — *Zosterops a. abyssinicus.* ♀ Erkowit, Okt. — *Anthreptes (Euchloridia) rectirostris tephrolaema.* 2♂, ♀ Talanga-W., Juni, Aug. — *Anthreptes (Hedydipna) platurus* cf. *platurus.* ♂, 2♀ Lado, w Boma-Berge, Feb., März. — *Anthreptes (Hedydipna) collaris garguensis.* 3♂, 3♀ Gilo, Raffili, Feb., April, Okt., Nov. — *Nectarinia (Arachnechtra) venusta falkensteini.* 10♂, 5♀ Gilo, Nagishot, Grenze Sudan—Kenya, Jan., Feb., April, Nov., Dez. — *Nectarinia (Cinnyris) h. habessinica.* 2♂, 2♀ Erkowit, Okt., Nov. — *Nectarinia (Cinnyris) mariquensis osiris.* ♂, 2♀ Kapoeta, Didinga-Berge, Dez. — *Nectarinia (Panaeola) chloropygia orphogaster.* ♀ Aloma-Plateau, Juli. — *Nectarinia (Panaeola) pulchella lucidipectus.* 8♂, 5♀, 2○ Juba, Lado, Diofo-Fluß, Boma-Berge, Jan. bis April. — *Nectarinia (Cyanomitra) verticalis viridisplendens.* 9♂, 6♀ Boro-, Diofo-Fluß, Maridi, Mt. Korobe, Imatong-, Didinga-Berge, Jan. bis April, Juli. — *Nectarinia (Chalcomitra) amethystina dogetti.* 2♂, ♀ Nagishot, Didinga-Berge, Dez. — *Nectarinia (Chalcomitra) senegalensis acik.* 5♂, 4♀ Boro-, Rikki-Fluß, Lado, Raffili, Maridi, Mt. Korobe, Feb. bis April, Juli, Sept. — *Nectarinia p. preussi* [= *Panaeola r. reichenowi*]. 11♂, 6♀ Gilo, Nagishot, Dez. bis April. — *Nectarinia (Aidemonia) c. cuprea.* 3♂, 3♀ Raffili, Kajiko N, Talanga-Wald, Juli, Sept. — *Nectarinia (Aidemonia) tacazze.* 3♂, ♀, ○ Gilo, Jan. bis Mai, Juli. — *Nectarinia (Haagneria) olivacea vicenti.* 7♂, 12♀ und imm. Gilo, Talanga-Wald, Kajiko N, Aza-W., Nagishot, Dez. bis Juli. — *Hylia p. prasina.* 4♂, 3♀ Katire-, Lotti-, Talanga-, Lomoriti-Wald, Kajiko S, Jan., Juni, Juli, Okt. — *Anthoscopus musculus.* ♂, ♀ Nataporoputh-Berge, Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Anthoscopus punctifrons.* ♂ Renk, Feb. — *Anthoscopus p. parvulus.* ♂ Mt. Korobe, Juli. — *Amadina fasciata alexanderi.* ♂ Gebirge Kasangar, Feb. — *Nigrita canicapilla schistacea.* 3♀ Gilo, März, Mai, Dez. — *Pirenestes ostrinus frommi.* ♀ Kajiko, Juli. — *Cryptospiza salvadorii crystallochresta.* 4♂, 5♀ Gilo, Talanga-Wald, Mt. Kinyeti, Okt. bis Feb. — *Mandingoa nitidula chubbi.* 4♂, 4♀ Gilo, Jan., Feb. — *Estrilda troglodytes.* 6♂, 5♀ Juba, Tambura, Jan., Feb. — *Estrilda (Krimhilda) n. nonnula.* 6♂, 10♀, ○ Gilo, Jan., Feb. — *Lagonosticta rh. rhodopareia.* ♀ Didinga-Berge, Dez. — *Lagonosticta rubricata ugandae.* 11♂, 6♀ Gilo, Talanga-Wald, w Didinga-Berge, Jan. bis April, Juli, Aug. — *Lagonostic-*

ta r. rara. 11♂, 5♀ Boro-, Diofo-, Tapari-Fluß, Raffili, Maridi, Yei, Talanga-Wald, w Boma-Berge, Feb. bis April, Juli, Sept. — *Lagonosticta rufopicta.* 3♂, 4♀ Rikki-Fluß, Maridi, Tambura, Jan., Feb., April. — *Spermophaga r. ruficapilla.* 4♂, 6♀ Gilo, Talanga-Wald, Aza-W., Kajiko, Jan., April, Juli. — *Clytospiza monteiri.* 10♂, 6♀ Rikki-, Boro-Fluß, Maridi, Feb. bis April. — *Granatina ianthinogaster ugandae.* ♂, 3♀ Kapoeta, Didinga-Berge, Grenze Sudan—Kenya, Juni, Dez. — *Ortygospiza a. atricollis.* 2♂, 2♀, ○ Juba, Jan. — *Sporaeginthus subflavus miniatus.* 4♂, 3♀ Maridi, Juba, Jan., Aug. — *Spermestes c. cucullatus.* 8♂, 4♀ Maridi, Gilo, Talanga-Wald, Feb., April bis Juni. — *Spermestes (bicolor) poensis.* 6♂, 5♀ Talanga-Wald, Gilo, Dez. bis Feb., Juli, Sept. — *Spermestes fringilloides.* 2♂, 3♀ Gilo, Maridi, Feb., März, Mai. — *Sporopipes frontalis emini.* 6♂, 4♀ Lado, Juba, Kapoeta, Jan., März, Sept., Dez. — *Pseudonigrita a. arnaudi.* 6♂, ♀ Juba, Geb. Kasangar, w Boma-Berge, Jan., Feb. — *Plocepasser superciliosus.* 4♂, 4♀ Tindalo, Boro-Fluß, Talanga-Wald, Mt. Korobe, Kapoeta, Nathilani, Jan., März, Juli, Sept., Dez. — *Plocepasser mahali melanorhynchus.* 3♂, 2♀ Nataporoputh-Berge, Kapoeta, Juba, Torit, Sept., Okt., Dez. — *Dinemellia d. dinemelli.* 3♀ Grenze Sudan—Kenya, Nataporoputh-B., Dez. — *Amblyospiza albifrons melanota.* 3♀ Gilo, Mongalla, Jan., April. — *Textor (Pachyphantes) superciliosus.* 4 Ex. Jebel Lado, Talanga-Wald, Juli. — *Sitagra l. luteola.* 7♂, 3♀ Raffili, Maridi, Lado, Juba, Nataporoputh-Berge, Boma-Berge, Jan. bis März, Sept., Dez. — *Sitagra in. intermedia.* 4♂, 3♀ Juba, Gilo, Grenze Sudan—Kenya, Jan., März, Juli, Sept., Dez. — *Hyphanturgus melanogaster stephanophorus.* 8♂, 2♀ Imatong-Berge, Nataporoputh-Berge, Dez. bis April, Aug., Okt. — *Hyphanturgus ocularis crocatus.* ♀ Boro-Fluß, April. — *Malimbus (Phormoplectes) insignis.* ♂, ♀ Gilo, März. — *Malimbus (Anaplectes) rubriceps leuconotus* [= *Anaplectes melanotis*]. 4♂, 2♀ Boro-Fluß, Mt. Korobe, Didinga-, Nataporoputh-Berge, März, Juli, Dez. — *Textor galbula.* 6♂ Suakin, Erkowit, Nov. — Textor atrogularis [= *T. heuglini*]. ♂ Wau, Sept. — *Textor taeniopterus.* 7♂, 2♀ Juba, Lado, w Boma-Berge, Aug., Sept. — *Textor badius axillaris.* 6♂, 7♀ Juba, Lado, Nibor-See, Maridi, Jan., Feb. — *Textor cucullatus bohndorffi.* ♂, 2♀ Rikki-Fluß, Maridi, Torit, Feb., April, Sept. — *Textor r. rubiginosus.* ♂, 2♀ Grenze Sudan—Kenya, Feb., Dez. — *Quelea (Queleopsis) c. cardinalis.* 2♂, 2♀ Maridi, Juba, Torit, Imatong-Berge, Feb., Aug., Sept. — *Quelea (Queleopsis) erythrops.* 8 Ex. Maridi, Mt. Korobe, Juba, Grenze Sudan—Kenya, Talanga-Wald, Jan., Juli, Aug., Sept., Dez. — *Quelea quelea aethiopica.* 3♂, ♀ Juba, Kapoeta, Jan., Dez. — *Euplectes (Taha) afer.* 3 Ex. Diofo-Fluß, Juba, April, Sept. — *Euplectes franciscanus.* 7♂, 2♀ Juba, Lado, Jan., Sept., Okt. — *Euplectes hordaceus craspedopterus.* 3♂, ♀ Torit, w Didinga-, w Boma-Berge, Feb., Sept. — *Euplectes gierowii ansorgei.* ♂ w Boma-Berge, Feb. — *Coliuspasser axillaris.* 2♂, 2♀ Juba, Jan. — *Coliuspasser m. macrourus.* 3♂, 6♀, ○ Aloma-Plateau, Mt. Korobe, Boro-Fluß, April, Juli. — *Niobella ardens laticauda.* 5♂, 4♀, ○ Diofo-, Rikki-Fluß, Juba, Mt. Korobe, Aloma-Plateau, Jan., April, Juli. — *Vidua macroura.* 2♂, 2♀ Tambura, Maridi, Feb., Aug. — *Hypochera wilsoni.* 9 Ex. Raffili, Sept. — *Hypochera chalybeata neumanni.* 2♂ Wau, Sept. — *Passer (Sorella) eminibey.* ♂, 2♀ Juba, Grenze Sudan—Kenya, Jan., Dez. — *Passer (Auripasser) l. luteus.* ♂, ♀ n New Halfa, März. — *Passer motitensis shelleyi.* ♀ Geb. Kasangar, Feb. — *Linurgus olivaceus elgonensis.* 7♂, 3♀, ♀ Imatong-Berge, Jan., Feb., März, Juli. — *Ochrospiza leucopygia leucopygia.* 2♂, 2♀ Lado, Renk, Jan., Feb. — *Crithagra st. striolata.* 5♂, 3♀ Gilo, Jan., Feb., Juni, Aug. — *Heliocorys modesta.* ○ Inderaba, März. — *Calandrella br. brachydactyla.* ♂, ♀ New Halfa, Kassala, März, Nov. — *Calandrella brachydactyla longipennis.* ○ Suakin, Okt. — *Eremopterix signata harrisoni.* 2♂, ♀ Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Eremopterix l. leucotis.* ♂ Juba, Sept. — *Mirafra cantillans chadensis.* 2♂ New Halfa, März. — *Mirafra cantillans marginata.* 8♂, ♀ Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Pinarocorys erythropygia.* ♂ Rikki-Fluß, April. — *Ammomanes d. dunni.* ♀ Inderaba, März. — *Anthus leucophrys zenkeri.* ♂, ♀ Juba, Sept. — *Motacilla c. cinerea.* ♂ Imatong-Berge, Jan. — *Tmetothylacus tenellus.* ♂ Kapoeta, Feb. — *Macronyx c. croceus.* ♂ Juba, Okt. — *Emberiza c. cabanisi.* ♂, 2♀ Mt. Korobe, Juli — *Emberiza poliopleura.* ♂ Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Emberiza affinis forbesi.* 4♂ Mt. Korobe, w Boma-Berge, Feb., Juli. — *Emberiza s. striolata.* ♀ Erkowit, Okt. — *Pindalus umbrovirens mackenzianus.* 3♂, ♀, ○ Imatong-Berge, April, Nov., Dez. — *Chloropeta similis.* 3♂, 2♀ Imatong-Berge, Jan., Feb., April. — *Calamocichla rufescens nilotica.* 2♂ Juba, Mongalla, Jan. — *Calamocichla gracilirostris jacksoni.* ♂ Gilo, Jan. — *Hippolais pallida elaeica.* 2♂ Juba, Nataporoputh-Berge, Jan., Dez. — *Bradypterus babaecala.* ♂ Juba, Jan. — *Cryptillas cinnamomeus cavei.* 3♂, 4♀ Imatong-Berge, Jan., Feb., April, Juni, Aug. — *Melocichla m. mentalis.* ♂ Boro-Fluß, April. — *Cisticola e. eximia.* ♀ w Boma-Berge, Feb. — *Cisticola juncidis uropygialis.* 2♂ Gebirge Kasangar, Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Cisticola ayresii imatong.* ♂ Imatong-Berge, Aug. — *Cisticola (Cistodyta) ruficeps mongalla.* 3♂, 3♀ Nibor-See, Juba, Lado, Boma-Berge, Jan., Feb., Sept. — *Cisticola (Cistodyta) ruficeps scotoptera.* 3♂, ♀ Renk, Feb., Sept. — *Cisticola (Drymodyta) galactotes marginata.* 3♂, 2♀ Juba, Lado, Jan., Sept. — *Cisticola (Drymodyta) chiniana fricki.* 3♂, 2♀ Juba, Lado, Torit, Nathilani, März, Sept., Dez. — *Cisticola (Rathymodyta) lateralis antinorii.* 7♂, 8♀ Boro-, Rikki-Fluß, Kajiko, Mt. Korobe, Talanga-Wald, April, Juli, Sept. — *Cisticola (Dryodromas) b. brachyptera.* 6♂, 3♀ Boro-Fluß, Mt. Korobe, Nagishot, Feb. bis April, Juli, Dez. — *Cisticola (Dryodromas) t. troglodytes.* 5♂, 3♀, ○ Boro-, Diofo-Fluß, Raffili, Mt. Korobe, Lado, Mongalla, März, April, Juli, Sept., Okt. — *Cisticola (Dryodromas) troglodytes ferruginea.* 2♂, 2♀ w Boma-Berge, Feb. — *Prinia somalica erlangeri.* 2♂, 2♀ Nataporoputh-Berge, Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Prinia s. subflava.* 7♂, 3♀ Boro-, Diofo-Fluß, Maridi, Raffili, Juba, Mt. Korobe, Boma-Berge, Jan., Feb., April, Juli, Sept. — *Prinia (Schistolais)* *leucopogon reichenowi*. 2♂, 3♀, ○ Imatong-Berge, Jan., Feb., April, Juli. — *Heliolais erythroptera jodoptera*. 2♂, 2♀ Mt. Korobe, Juli. — *Calamonastes s. simplex*. 4♂, ♀ Kapoeta, Grenze Sudan—Kenya, Nataporoputh-Berge, Juni, Dez. — *Camaroptera brevicaudata abessinica*. 7♂, 6♀, 2○ s Renk, Diofo-, Boro-Fluß, Kajiko, Juba, Torit, Nathilani, Gilo, Talanga-Wald, w Boma-Berge, Dez. bis April, Juli, Sept. — *Sylvietta whytii abayensis*. ♂, 3♀ Torit, Magoth, Nathilani, Dez., Feb. — *Sylvietta virens baraka*. ♂, ♀ Lotti-Wald, Okt. — *Eremomela badiceps latukae*. ♂ Lomorit, Okt. — *Eremomela pusilla abyssinica*. 5♂, 3♀ Raffili, Mt. Korobe, Lado, Juba, Jan. bis März, Juli, Sept. — *Eremomela icteropygialis griesoflava*. ♂, 2♀ Nataporoputh-Berge, Grenze Sudan—Kenya, Dez. — *Eremomela icteropygialis alexanderi*. 2♂, ♀ Renk, Feb. — *Phyllolais pulchella*. ♂ w Boma-Berge, Feb. — *Apalis flavida malensis*. 3♂ Nataporoputh-Berge, Dez. — *Apalis j. jacksoni*. ♂, 2♀ Gilo, Nov., Jan. — *Apalis p. pulchra*. 3♂, 3♀, ○ Gilo, Jan. bis März. — *Apalis c. cinerea*. 2♂, ♀ Gilo, Jan., Feb. — *Bathmocercus rufus vulpinus*. 4♂, 3♀ Gilo, März bis Juli. — *Sylvia mystacea*. ♀ Suakin, Okt. — *Sylvia c. curruca*. 2♂, 2♀ Suakin, Renk, Juba, Jan. bis März. — *Sylvia leucomelaena blanfordi*. 2♂ Erkowit, Okt., Nov. — *Sylvia hortensis balchanica*. ♂ Erkowit, Nov. — *Sylvia a. atricapilla*. 2♂, ♀ Gilo, Erkowit, März, Okt., Nov. — *Illadopsis (Trichastoma) fulvescens ugandae*. 3♂, 5♀ Kajiko S, Lomoriti, Talanga-Wald, Juni, Juli, Okt. — *Illadopsis (Trichastoma) rufipennis*. ♀ Lado, Jan. — *Parus (Melaniparus) f. funereus*. ♀ Gilo, Mai. — *Parus (Melaniparus) leucomelas guineensis*. ♀ Mt. Korobe, Juli. — *Parus (Melaniparus) albiventris*. 4♂ Gilo, Talanga-Wald, Jan., März, Okt. — *Alcippe a. abyssinica*. 3♂, ♀ Nagishot, Gilo, Mt. Kinyeti, Dez. bis April. — *Argya r. rubiginosa*. 3♂, 2♀ Juba, Kapoeta, Torit, Nataporoputh-, Kasangar-Berge, Jan., Feb., Sept., Dez. — *Turdoides tenebrosus*. ♂, ♀ Boro-Fluß, März. — *Turdoides plebejus cinereus*. 3♂ Tonj, Torit, Jan., Nov. — *Geokichla piaggae* cf. *hadii*. ♀ Gilo, Juni. — *Saxicola torquata variegata*. ♂ Suakin, Okt. — *Saxicola torquata albofasciata*. 3♂, 2♀ Gilo, April, Aug. — *Alseonax gambagae*. ♀ Lado, Jan. — *Alseonax adustus pumilus*. ♂, 2♀ Gilo, Jan., Feb., Juni. — *Alseonax a. aquaticus*. 2♂ Boro-Fluß, April. — *Muscicapa striata neumanni*. ♀ Erkowit, Okt. — *Myioparus p. plumbeus*. 2♂, 3♀ Diofo-Fluß, Raffili, Juba, Kapoeta, Jan., April, Sept., Dez. — *Melaenornis edolioides lugubris*. 4♂, ♀ Rikki-, Boro-Fluß, Mt. Korobe, Juba, Jan., März, April, Juli. — *Dioptrotnis f. fischeri*. ♂, 3♀ Gilo, Nagishot, Jan., Feb., März, Aug. — *Bradornis p. pallidus*. 4♂, 3♀ Juba, Lado, Jan., Sept. — *Bradornis microrhynchus pumilus*. 2♂, 4♀ Juba, Lado, Torit, Geb. Kasangar, Grenze Sudan—Kenya, Jan., Feb., Sept., Dez. — *Cercomela melanura lypura*. 2♂ Erkowit, Okt. — *Cercomela familiaris falkensteini*. ♂, ♀ Boro-Fluß, März. — *Oenanthe isabellina*. ♀ Suakin, März. — *Thamnolaea cinnamomeiventris subrufipennis*. ♂ Geb. Kasangar, Feb. — *Alethe poliocephala giloensis*. 6♂, 3♀ Imatong-Berge, Jan., Feb., Juni, Juli, Okt. — *Cossypha caffra iolaema* x *kivuensis*. 3♂, 3♀ Gilo, Jan., März, April. — *Cos-*

sypha natalensis intensa. 4♂, 3♀ Aza-Wald, Nagishot, Talanga-Wald, Jan., Juni bis Aug. — *Cossypha h. heuglini.* 5♂, 2♀ Boro-Fluß, Raffili, Kajo-Kaji, Kapoeta, Didinga-Berge, Dez. bis März, Juli, Sept. — *Cossypha p. polioptera.* 7♂, 2♀ Kajiko, Talanga-Wald, Juli, Aug., Okt. — *Sheppardia aequatorialis acholiensis.* 2♂, 4♀ Gilo, Talanga-Wald, Jan., Feb., April, Okt. — *Pogonocichla stellata pallidiflava.* 5♂, 4♀ Gilo, Sahwe, Mt. Kinyeti, April, Juli, Aug., Dez. — *Cercotrichas p. podobe.* 2♂ Erkowit, Nov. — *Cichladusa g. guttata* 8♂, 2♀ Juba, Torit, Magoth, Geb. Kasangar, w Boma-Berge, Jan., Feb., Sept., Okt., Dez. — *Lamprotornis chalcurus.* ♂ Rikki-Fluß, April. — *Lamprotornis chalybaeus.* ♂, ♀ Renk, Feb. — Onychognathus stuhlmanni. ♂, ♀ Gilo, Juli. — *Pholia sharpii.* 4♂ Gilo, Mt. Kinyeti, Feb., April, Mai. — *Psalidoprocne albiceps.* ♂ Gilo, Jan. — *Pseudohirundo g. griseopyga.* 3♂, 2♀ Boro-Fluß, April. — *Hirundo r. rustica.* ♂ Juba, April. — *Cecropis semirufa.* ♂ Boro-Fluß, März. — *Cecropis daurica domicella.* 2♂, ♀ Juba, Sept. — *Cecropis abyssinica bannermanni.* 2♂ Boro-Fluß, April.

Tiergeographische Aspekte

Wie in anderen Gebieten, laufen auch in der Avifauna des Sudans Artbildungsprozesse, die verschieden weit fortgeschritten sind, wie im folgenden durch Beispiele belegt werden soll.

Am weitesten fortgeschritten ist die Differenzierung bei den Allospezies einer Superspezies. Dies sind allopatrische oder parapatrische polytypische Populationen, deren Verbreitungsgebiete höchstens in einer schmalen Zone überlappen, ohne daß sich die Formen miteinander mischen; dagegen sind sie meist ökologisch oder topographisch nach Höhenstufen voneinander getrennt. Wir zählen als Beispiele aus dem Sudan auf: *Zosterops senegalensis — Z. poliogaster*; *Gymnoris pyrgita — G. dentata*; *Cisticola cantans — C. erythrops* und *Nectarinia orientalis — N. longuemarei.*

Bei *Estrilda ochrogaster* und *Lagonosticta (l.) larvata* haben wir es mit zwar ebenfalls stark differenzierten geographischen Vikarianten zu tun, die wir aber noch als Subspezies führen, weil nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist, ob sie schon artliche Selbständigkeit erreicht haben. Wir bezeichnen diese Formen als Semispezies (incipient species, Hall & Moreau, 1970).

Auch manche Unterartengruppen einer Art können deutlich voneinander differenziert sein und innerhalb jeder dieser Gruppen Merkmalsabstufungen oder Kline erkennen lassen, die im Grad ihrer Differenziertheit oft Semispezies entsprechen, vielfach auch als eigene Arten aufgefaßt werden. Letztere Auffassung wird aber dadurch erschwert, daß Unterartengruppen an einer Berührungsstelle gelegentlich miteinander hybridisieren, sich an einer anderen Kontaktzone jedoch wie gute parapatrische Arten zueinander verhalten. Als Beispiele aus dem Sudan nennen wir *Erythropygia leucophrys — E. zambesia-*

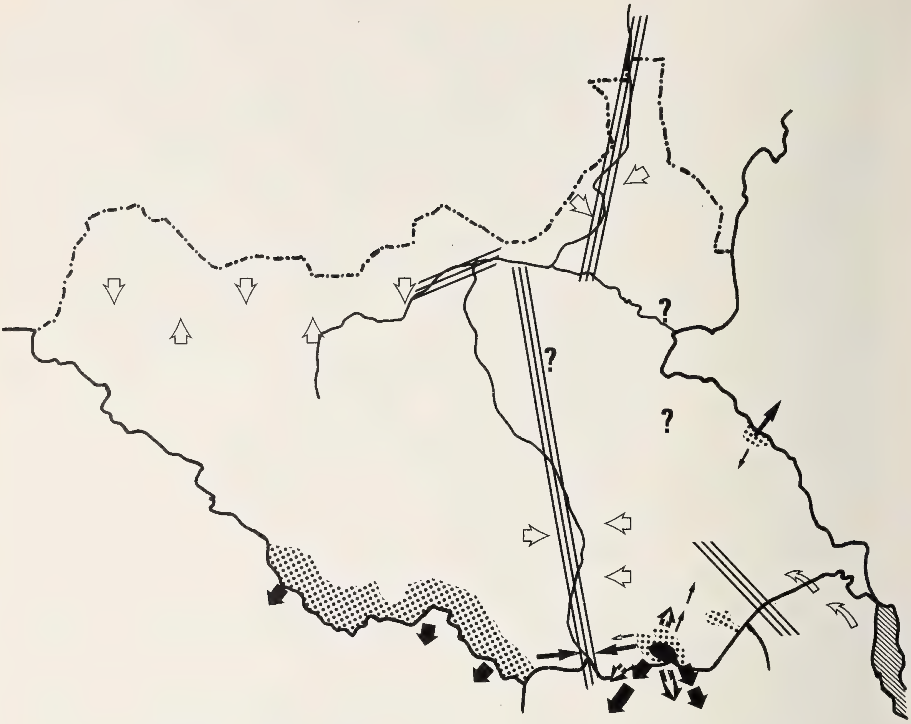


Abb. 11: Kontaktzonen, Ausbreitungsbarrieren und Faunenbeziehungen von Vogelarten im Südsudan. Helle, gerade Pfeile Kontakt- und Mischzonen der Savannenformen; gebogene, helle Pfeile rezentes Ausbreitungsgebiet xerophiler ostafrikanischer Formen; schwarze Pfeile Affinitäten montaner Arten: das Regenwaldgebiet ist grau, das Montan(wald)gebiet schwarz gekennzeichnet; vermutete Ausbreitungsbarrieren sind als dreifache Linie dargestellt. Karte M. Krowinnus.

na; *Othyphantes baglafecht* — *O. emini*; *Pycnonotus (capensis) barbatus* — *P. (c.) tricolor*. Auch die Unterartengruppen von *Dendropicos fuscescens* lassen sich in diese Kategorie einordnen, nicht jedoch die Unterartengruppen von *Pytilia melba*, weil diese eine offenbar breite Zone von Mischformen ausgebildet haben.

Mayr (1975) verwirft die nomenklatorische Unterscheidung der einzelnen Stufen von Klinen im allgemeinen, mit Ausnahme von . . ,,deren Endpositionen, . . wenn erhebliche Unterschiede bestehen oder wenn sie durch eine ausgesprochene Merkmalsabstufung getrennt sind''. Endglieder eines Klins ähneln einander manchmal mehr als den dazwischenliegenden Formen. So entstehen dann polytopische Unterarten, die, obgleich geographisch voneinander isoliert, von vielen Autoren mit dem gleichen Namen belegt wurden. Wir verweisen auf unsere Beispiele: *Zosterops* cf. *poliogaster stierlingi — Z. p. gerhardi*; *Tchagra s. senegala — T. s. armena.*

Innerhalb der meisten Arten mit einem sehr großen Verbreitungsgebiet, vor allem der Savannenarten in Afrika, verlaufen ein oder mehrere Kline, wie wir es unter anderem finden bei: *Indicator exilis*, *Pogoniulus leucolaima*, *Uraeginthus bengalus*, *Euodice cantans*, *Textor vitellinus*, *Alaemon alaudipes*, *Emberiza tahapisi*, *Cisticola natalensis*, *Apalis rufifrons*, *Turdus pelios* und *Empidornis semipartitus.* Kline verlaufen im Sudan entweder in Nord-Süd- und/oder in West-Ost-Richtung (oben genannte Beispiele) oder auch topographisch, von niedrigen zu höheren Lagen wie etwa bei *Turdus abyssinicus*, *Sylvietta brachyura* oder *Campethera nubica.*

Parallelismen in der Ausbildung von Unterarten lassen auf eine gemeinsame Beeinflussung durch dieselben modifizierenden (Umwelt-)Faktoren schließen. Helle Gefiederfarben z. B. treten gehäuft bei Vögeln aus Wüstengebieten, dunkle bei Formen aus feuchten Biotopen (Regenwäldern, Sumpfgebieten) auf. Solche Subspeziesmerkmale entsprechen den experimentell zu erzielenden Modifikationen (Neunzig, 1929).

Ökophänotypen sind modifikatorisch, durch Umwelteinflüsse hervorgebracht, nicht genetisch fixiert. Allerdings läßt sich der Nachweis, ob ein Merkmal erworben oder vererbt wurde, durch das Studium einer Balgausbeute nicht erbringen. Wir halten aber z. B. *Centropus monachus „heuglini"* für einen möglichen Ökophänotyp, weil zur gleichen Jahreszeit am gleichen Ort verschiedene Formen gleichgeschlechtlicher adulter Tiere auftauchen.

Kontaktzonen von Allospezies, Verbreitungslücken zwischen Allo- oder Semispezies und Grenzen zwischen Unterartengruppen oder Unterarten verlaufen im Sudan entlang gut definierbarer Gebiete (Abb. 11). Zwischen (Regen-)Wald und Savanne verlaufen Grenzen am schärfsten, ebenfalls zwischen Montanwald und Niederungswald. Die Avifauna dieser Gebiete setzt sich meist aus verschiedenen Arten zusammen. Zwischen den einzelnen Niederungswaldinseln im Sudan finden sich Unterschiede aller Abstufungen, die größte Verschiedenheit besteht zwischen der Vogelwelt in den Boma-Bergen und der in den übrigen Montanwaldgebieten des Sudans. Auf die Montanbewohner gehen wir später noch genauer ein.

Innerhalb des Savannengürtels und im Übergangsgebiet von Halbwüste zu Savanne verlaufen Unterartengrenzen meist entlang eines breiten Mischgebietes, die Artenzusammensetzung ist ähnlich. Eine deutliche Trennlinie mit scharfen Unterartengrenzen bilden der Nil, sowie die immer weiter nach Norden vordringende Turkanasteppe. Die Andersartigkeit in der Artenzusammensetzung in der Turkanasteppe läßt sich eindeutig ökologisch erklären, die Unterartentrennung an der West- und Ostseite des Nils nur aus faunenhistorischer Sicht.

Der Nil (Wickens 1976) präsentierte sich vor etwa 11 000 Jahren während einer feucht-warmen Klimaperiode als 40 km breiter und 400 km langer See und bildete gemeinsam mit seinem Überflutungsgebiet, dem Sudd, eine echte Ausbreitungsbarriere. Vor etwa 4000 Jahren gab es eine weitere feucht-warme Periode, in der auch der Tschad-See (Mega-Tschad) (Moreau 1966) eine Ausbreitungsbarriere bildete. Die zwei einzigen endemischen Arten des Sudan, *Textor badius* und *Textor axillaris*, sind entlang des Nils verbreitet und weisen damit auf dessen zoogeographische Bedeutsamkeit hin.

Die Eigenständigkeit des Ilemi-Dreiecks an der Grenze Sudan—Kenya läßt sich durch das rezente Vordringen der Halbwüste westlich des Turkana-Sees erklären: dort treffen Chapin's ,,Somali-Arid-District'' und die Sudansavanne zusammen. Einige Unterartengruppen stoßen, ohne sich zu vermischen, in diesem Gebiet aufeinander (*Erythropygia leucophrys*, *Dendropicos fuscescens*). Es ist denkbar, daß während feuchtkalter Perioden des Pleistozäns auch Sudd und Halbwüste aneinanderstießen. Dies wäre eine mögliche Erklärung für die auffallend zahlreichen endemischen Formen auf dem äthiopischen Hochland, dessen Ausläufer (Boma-Berge) bis in den Sudan reichen: von Arten des ost- und zentralafrikanischen Grabensystems waren sie durch diese Ausbreitungsbarriere getrennt: z. B. *Tauraco leucotis*. *Tauraco* und andere Feuchtwaldbewohner konnten weder in der Wüste noch im Sudd existieren. Durch lange Isolationsperioden haben sich so im äthiopischen Hochland zahlreiche endemische Formen (Arten wie Unterarten) herausgebildet.

Von den 871 in Cave & Macdonald (1955) für den Sudan aufgeführten Vogelarten sind 497 Savannenbewohner, 99 leben in montanen Gebieten, darunter 24 Montanwaldbewohner (Moreau, 1966). Die verbleibenden Arten sind entweder Wüstenformen, unspezialisiert oder Zugvögel.

Die Aufsammlung von Nikolaus enthält mit 98 Vögeln der Imatong-Berge fast alle montanen Arten; viele Wüsten- und Savannenformen hingegen fehlen. Wir behandeln deswegen hier nur die Vögel der Imatong-Berge ausführlich. Wir haben die tiergeographische Zugehörigkeit des Imatong-Gebirgsstockes analysiert, indem wir alle 98 gesammelten Arten und deren Subspezies nach Verbreitungsgebieten aufteilten. Für die Faunenanalyse ist der Artenvergleich zwar die sicherste Ausgangsbasis, weil Artgrenzen meist leichter festzulegen, hingegen Unterartenabgrenzungen oft Ermessensfragen sind. Gerade der Unterartenvergleich gibt aber wichtige Aufschlüsse über Zusammenhänge von Artarealen, daher haben wir Subspezies in die Faunenanalyse mit einbezogen.

72 der 98 Imatong-Arten kommen auch in Ostafrika, 70 in Zentralafrika vor. 43 Arten erreichen Westafrika, 29 Äthiopien, 22 die südafrikanische Region, und 1 Art ist auch in der Paläarktis verbreitet. Die Unterarten der 38 in den Niederungswäldern der Imatong-Berge verbreiteten Vögel setzen sich zu 90 % aus zentralafrikanischen Formen zusammen, 70 % stimmen mit ostafri-

kanischen Subspezies überein, 43 % mit westafrikanischen und 7 % mit äthiopischen; die Zahl der endemischen Subspezies beläuft sich (derzeit) auf etwa 7 %. Die 38 Arten der Höhenstufe stammen zu 82 % aus dem ostafrikanischen Einzugsbereich; 46,5 % bzw. 42,5 % entfallen je auf Zentralafrika und Äthiopien. Mit Westafrika sind nur 10,7 % der Montanformen identisch, und 4 % tragen eigenständigen Charakter.

Die 23 Arten aus den gemäßigten Breiten erreichen mit der Verschiebung der Vegetationsgrenzen in höhere Lagen mit Abnahme des Breitengrades ihre Nord- bzw. Südgrenze auf den Imatong-Bergen. Aus diesen Zahlen dürfen wir schließen, daß die Montanwaldgebiete der Imatong-Berge den engsten Kontakt zu ostafrikanischen Montanwaldgebieten hatten, während die Niederungswälder dieses Gebirges (über das zentralafrikanische Massiv) mit dem Kongobecken in Verbindung standen. Zugvögel erreichen heute noch auf diesem Weg die Imatong-Berge (z. B. *Ispidina picta natalensis*). Der geringe Prozentsatz an Endemiten auf Unterartniveau läßt sich auf die relativ kurze Isolation dieses Gebirgsstocks zurückführen.

Danksagungen

Diese Arbeit wäre niemals ohne die Mitarbeit zahlreicher Personen zustande gekommen. Wir nennen in alphabetischer Reihenfolge: die Herren P. Britton und H. Claßen, Fräulein K. Doering, die Herren P. van den Elzen, I.C.J. Galbraith und A. Grabert, Frau M. Krammer, Frau M. Krowinnus, Herrn Dr. G. Mauersberger, Frau Dr. E. Möricke, die Herren G. Nikolaus, Dr. D.S. Peters, Dr. A. Prigogine, Dr. H. Schifter und Dr. D. Snow; Herr Dr. H.E. Wolters unterzog das Manuskript einer kritischen Durchsicht und lieferte manchen wertvollen Diskussionsbeitrag. Ihnen allen möchten wir an dieser Stelle herzlich danken!

Zusammenfassung

Diese Arbeit dokumentiert eine Vogelausbeute, die G. Nikolaus von 1976 bis 1980 für das Staatliche Museum für Naturkunde, Stuttgart, und das Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, sammelte. Taxa, bei denen sich neue Erkenntnisse ergaben, sind kommentiert. Neu belegt für den Sudan sind als Standvögel *Prodotiscus insignis*, *Caprimulgus donaldsoni*, *Batis perkeo*, *Eminia lepida*, *Turdus fischeri*, *Bradypterus alfredi*, *Acrocephalus stentoreus*, *Cisticola cinerea*, *Vidua fischeri* und *Serinus canicollis*; als Zugvögel *Ispidina picta natalensis*, *Terpsiphone viridis plumbeiceps*, *Sylvia melanothorax* und *Ficedula parva*.

Von den Imatong-Bergen wird eine neue Brillenvogel-Unterart, *Zosterops poliogaster gerhardi*, beschrieben. Tiergeographische Aspekte sind kurz umrissen. Die montane Fauna der Imatong-Berge setzt sich vorwiegend aus ostafrikanischen Formen, die der Niederungswälder aus zentralafrikanischen Unterarten zusammen. Sudd und Turkanawüste trennten vermutlich auch in jüngeren geologischen Zeiten das äthiopische Hochland ab; für die Savannenform war während des Pleistozäns der Nilsee eine Ausbreitungsbarriere.

Summary

A collection of bird skins, collected by G. Nikolaus during 1976—1980 and housed in the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, and the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, is presented. Taxa, for which new systematic information became available, are commented upon. New for the Sudan are: *Protodiscus insignis*, *Caprimulgus donaldsoni*, *Batis perkeo*, *Eminia lepida*, *Turdus fischeri*, *Bradypterus alfredi*, *Acrocephalus stentoreus*, *Cisticola cinerea*, *Vidua fischeri* and *Serinus canicollis*; as migrants *Ispidina picta natalensis*, *Terpsiphone viridis plumbeiceps*, *Sylvia melanothorax* and *Ficedula parva*.

Zosterops poliogaster gerhardi, a new subspecies, is described from the Imatong mountains. The montane (forest and non forest) bird population of these mountains consists mostly of Eastafrican subspecies; its lowland forest population shares subspecies with populations in the Congo basin and those of the Centralafrican mountains. Sudd and the semidesert west of Lake Turkana divided the Ethiopian Highlands from the East and Centralafrican mountains. During Pleistocene the Nile Lake formed a barrier for most of the Savanna bird species.

Literatur

Ash, J. (1973): Six species of birds new to Ethiopia. — Bull. brit. Orn. Cl. 93: 3—6.

— (1974): The Boran *Cisticola* in Ethiopia. — Bull. brit. Orn. Cl. 94: 24—26.

— (1977): Four species of birds new to Ethiopia and other notes. — Bull. brit. Orn. Cl. 97: 4—9.

— (1979): A new species of serin from Ethiopia. — Ibis 121: 1—7.

Bacmeister, W. (1950): Schwäbische Lebensbilder V. Theodor Heuglin. — Mitt. st. Mus. Naturk. Stuttgart 264: 395—423.

Britton, P.L. (1980): Ornithological progress in Eastern Africa during the past 50 years. — Bull. brit. Orn. Cl. 100: 68—73.

Cave, F.O. (1974): Notes on birds from the southern Sudan. — Bull. brit. Orn. Cl. 94: 116—118.

— & J.D. Macdonald (1955): Birds of the Sudan. — Edinburgh & London.

Chapin, J.P. (1932—1954): The birds of the Belgian Congo. — Bull. amer. Mus. nat. Hist. 65, 75, 75A, 75B.

Chappuis, C. (1981): Illustration sonore de problèmes bioacoustiques posés par les oiseaux de la zone éthiopienne. — Alauda 49: 35—58.

Cholmley, A.J. (1897): Notes on the birds of the western coast of the Red Sea. — Ibis 7: 196—209.

Clancey P.A. (1972): Miscellaneous taxonomic notes on African birds XXXIV: The northern non-breeding range limits of *Ispidina picta natalensis* (Smith). — Durban Mus. Novit. 9: 145—146.

— (1975): On the species limits of *Acrocephalus baeticatus* (Vieillot) (Aves: Sylviidae) of Ethiopian Africa. — Arnoldia 7 (20): 1—14.

— & J.M. Winterbottom (1968): Geographical variation in the South African populations of the Golden Breasted Bunting *Emberiza flaviventris* Stephens. — Durban Mus. Novit. 6: 1—11.

Cunningham-van Someren, G.A., & H. Schifter (1981): New races of montane birds from Kenya and Southern Sudan. — Bull. brit. Orn. Cl. 101: 347—354, 355—363.

Desfayes, M. (1975): Birds from Ethiopia. — Rev. Zool. afr. 89: 505—535.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3.

Elzen, R. van den, & H.E. Wolters (1978): Ornithologische Ergebnisse einer Sammelreise nach Senegal. — Bonn. zool. Beitr. 29: 323—359.

Erard, C. (1974): The problem of the Boran *Cisticola.* — Bull. brit. Orn. Cl. 94: 26—38.

Fry, C.H., K. Williamson & I.C. Ferguson-Lees (1973): A new subspecies of *Acrocephalus baeticatus* from Lake Chad and a taxonomic reappraisal of *Acrocephalus dumetorum.* — Ibis 116: 340—346.

Gallagher, M., & M. Woodcock (1980): The birds of Oman. — London.

Hall, B.P., & R. Moreau (1962): A study of the rare birds of Africa. — Bull. brit. Mus. nat. Hist. 8 (7): 316—378.

— & — (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — London.

Heuglin, Th. von (1869—1873): Ornithologie Nordostafrikas, der Nilquellen und Küstengebiete des Rothen Meeres und des nördlichen Somal-Landes. — Cassel.

Jennings, M.C. (1981): The birds of Saudi Arabia: a checklist. — Cambridge.

Koenig, A. (1900): Ein paar aphoristische Mitteilungen über das Brutgeschäft einiger Vögel am Nil. — Sber. niederrhein. Ges. Nat.- Heilk. (Bonn) 12.XI.1900.

— (1911): Die Ergebnisse meiner Reise nach dem Sudan im Frühjahr 1910. — Verhandl. Int. Orn. Kongr. Berlin 1910: 469—545.

— (1924): Vogelskizzen vom Nil, von seiner Mündung bis zu seinen Quellflüssen. — J. Orn. 72: 1—277.

— (1926): Die Ergebnisse meiner zweiten Forschungsreise in das Gebiet der Quellflüsse des Nils. — J. Orn. 74: 315—361.

— (1936): Vögel am Nil, Bd. 2 Raubvögel. — Bernburg.

Lippens, L., & H. Wille (1976): Les oiseaux du Zaire. — Président de la République du Zaïre.

Mayr, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — Hamburg & Berlin.

Meise, W. (1968): Zur Speziation afrikanischer, besonders angolesischer Singvögel der Gattungen *Terpsiphone*, *Dicrurus* und *Malaconotus.* — Zool. Beitr. 14: 1—60.

Moreau, R.E. (1957): Variation in the Western Zosteropidae. — Bull. brit. Mus. nat. Hist. 4 (7): 312—433.

— (1960): Conspectus and classification of the ploceine weaverbirds. — Ibis 102: 298—321, 443—471.

— (1966): The bird faunas of Africa and its islands. — London & New York.

Neumann, O. (1904—1906): Vögel von Schoa und Südäthiopien. — J. Orn. 52: 321—410; 53: 184—243, 335—360; 54: 229—300.

Neunzig, R. (1929): Die Veränderlichkeit der Gefiederfärbung der Vögel. — Gef. Welt 58: 269—272.

Nicolai, J. (1969): Beobachtungen an Paradieswitwen (*Steganura paradisea* L., *Steganura obtusa* Chapin) und der Strohwitwe (*Tetaenura fischeri* Reichenow) in Ostafrika. — J. Orn. 110: 421—447.

Niethammer, G. (1964): Alexander Koenigs Reisen am Nil. — Bonn.

Nikolaus, G. (1979): Notes on some birds new to South Sudan. — Scopus 3: 68—73.

— (1981): Palaearctic migrants new to South Sudan. — Scopus 5: 121—124.

— (1982): A new race of the Spotted Ground Thrush *Turdus fischeri* from South Sudan. — Bull. brit. Orn. Cl. 102: 45—47.

— (1982a): Further notes one some birds new to South Sudan. — Scopus 6: 1—4.

North, M., & D. McChesney (1964): More voices of African birds. — Cornell University, Ithaca, N.Y.

Payne, R.B. (1971): Paradise Whydahs *Vidua paradisea* and *V. obtusa* of southern and eastern Africa, with notes on differentiation of the females. — Bull. brit. Orn. Cl. 91: 66—76.

Peters, J.L. (und Nachfolger) (1931—1979): Checklist of birds of the world. — Cambridge, Massachusetts.
Prigogine, A. (1973): The migratory movements of the Pygmy Kingfisher *Ceyx picta natalensis* in the Republic of Zaire. — Bull. brit. Orn. Cl. 93: 82—89.
Reichenow, A. (1915): Neue Arten. — J. Orn. 63: 124—129.
Sclater, W.L. (1930): Systema avium aethiopicarum. — London.
Smith, K.D. (1957): An annotated checklist of the birds of Eritrea. — Ibis 100: 1—26, 307—337.
Snow, D.W. (1978): An atlas of speciation in African non-passerine birds. — London.
Someren, V.G.L. (1922): Notes on the birds of East Africa. — Novitates zool. 29: 1—247.
— (1932): Birds of Kenya and Uganda, being addenda and corrigenda to my previous paper in Novitates Zool. 29, 1922. — Novitates zool. 37: 252—380.
Steinbacher, J., & H.E. Wolters (1965): Vögel in Käfig und Voliere. — Aachen.
Stresemann, E., & J. Arnold (1949): Speciation in the group of Great Reed-Warblers. — J. Bombay nat. Hist. Soc. 48: 428—443.
Ticehurst, M.D. (1922): The birds of Sind. — Ibis 11: 526—572.
Traylor, M.A. jr., & A.L. Archer (1982): Some results of the Field Museum 1977 Expedition to South Sudan. — Scopus 6: 5—12.
Urban, E., & L. Brown (1971): A checklist of the birds of Ethiopia. — Addis Abeba.
Vaurie, Ch. (1959): The birds of the Palaearctic fauna. Passeriformes. — London.
Walter, H. (1979): Allgemeine Geobotanik. — UTB 254, Stuttgart.
Wettstein, O. (1917): Wissenschaftliche Ergebnisse der mit Unterstützung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Treitl von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem Anglo-Ägyptischen Sudan (Kordofan) 1914. II. Bearbeitung der auf der Expedition gesammelten Vögel und Säugetiere. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien: 94.
White, C.M.N. (1960): A check list of the Ethiopian Muscicapidae (Sylviinae) I. — Occ. Pap. nat. Mus. S. Rhodesia 3: 399—430.
— (1961): A revised check list of African broadbills . . . — Lusaka, Sambia.
— (1962): A revised check list of African shrikes . . . — Lusaka, Sambia.
— (1962a): A check list of the Ethiopian Muscicapidae (Sylviinae) II and III. — Occ. Pap. nat. Mus. S. Rhodesia 3: 653—694, 695—738.
— (1963): A revised check list of African flycatchers . . . — Lusaka, Sambia.
— (1965): A revised check list of African non-passerine birds. — Lusaka, Sambia.
Wickens, G.E. (1976): The flora of Jebel Marra (Sudan Republic) and its geographical affinities. — Kew Bull. add. Ser. 5.
Williamson, K. (1960): Identification for ringers 1: *Locustella*, *Lusciniola*, *Acrocephalus* and *Hippolais*. — British Trust for Ornithology, Oxford.
Wolters, H.E. (1963): Zur Rassengliederung von *Pytilia melba* (L.). — J. Orn. 104: 185—190.
— (1975—1982): Die Vogelarten der Erde. — Hamburg & Berlin.

Anschriften der Verfasser: Dr. Renate van den Elzen, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1. — Dr. Claus König, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein, D 7000 Stuttgart 1.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Zur Kenntnis altägyptischer Ibis-Darstellungen, unter besonderer Berücksichtigung des Waldrapps, *Geronticus eremita* (Linnaeus, 1758)

von

HANS KUMERLOEVE

Inhalt

Einführung
Ibisvögel (Threskiornithidae) im Rahmen des ägyptischen Tierkults
  Heiliger Ibis, *Threskiornis aethiopicus* (Latham, 1790)
  Brauner Sichler, *Plegadis falcinellus* (Linnaeus, 1766)
  Waldrapp, *Geronticus eremita* (Linnaeus, 1758), mit Hinweisen zum früheren und heutigen Status der Art
  Klunkeribis, *Bostrychia carunculata* (Rüppell, 1837), und weitere problematische Ciconiiformes
  Ibis-Skulpturen altägyptischer Herkunft
Danksagung
Zusammenfassung, Summary, Résumé
Schriftenverzeichnis

Einführung

So wenig der Tierkult Altägyptens den Griechen und Römern der Antike unbekannt gewesen war und dieser auch in der Folgezeit gelegentlich Erwähnung fand, so blieb es im wesentlichen erst der im 19. Jahrhundert einsetzenden ägyptologischen Forschung sensu stricto vorbehalten, dessen außerordentlich hohen Stellenwert im Glauben und Handeln der damaligen Landesbewohner zu erfassen: an Hand zahllos überlieferter Darstellungen von Tieren bzw. Inschriften mit solchen in Grabkammern, auf Särgen und Schreinen, an Wänden und Stelen, auf Papyri und anderwärts. Vornehmlich handelte resp. handelt es sich um Säuger und Vögel, sowohl wildlebende als Haustiere, dazu Reptilien (besonders Schlangen und Krokodile), an Amphibien am ehesten Frösche, viel häufiger Fische, nicht selten gewisse Arthropoden bzw. Insekten (z. B. Scarabaeus), dazu Skorpione u. a. Zahlreiche Autoren haben sich hiermit beschäftigt: nicht nur unter archäologischen bzw. kulturgeschichtlichen, sondern mehr oder minder deutlich auch unter zoologischen Aspekten. Vornehmlich an letztere schließt sich die Thematik des vorliegenden Beitrags an, d. h. an Studien von Wiedemann (1889/1912), Lortet resp. Lortet & Gaillard

(1903/09), Gaillard & Daressy (1905), Boussac (1908/09), Hopfner (1913), Preisigke & Spiegelberg (1914), Whittemore (1914), Kuentz (1920/24), Gaillard (1929/34), Keimer (1926/54), Moreau (1927/30), Kees (1933/56) sowie Boessneck (1953/81), Bodenheimer (1960), Edel bzw. Edel & Wenig (1961/74), Hornung (1967/73) und Schüz (1966/70), — nebst den in Sammelwerken enthaltenen Unterlagen z. B. bei J.-F. Champollion (1833/45), Rosellini (1831/34), bei Lepsius, Naville, Sethe et al. (1849/1913), Griffith, Newberry et al. (1893/1951), Klebs (1915/34), Wreszinski (1923/36) etc. Auf langjährige, vornehmlich faunistisch-tiergeographische Feldarbeit in Vorder/Mittelasien und Nordafrika und zugehörige Literaturstudien gestützt, beschränke ich mich nachfolgend auf die Ibisse dieses Raumes, unter Herausstellung des in seinem ehemaligen ägyptischen Vorkommen kaum bekannten und derzeit auch in seinem Restbestand höchst gefährdeten Waldrapps.

Ibisvögel (Threskiornithidae) im Rahmen des ägyptischen Tierkults

Daß eine nähere Befassung mit altägyptischen Funden keineswegs selten zu Ibisdarstellungen, d. h. zu solchen reichlich mittelgroßer Vögel mit wohlproportioniertem Rumpf und Hals, länglich-kräftigen Watbeinen und deutlich abwärts gekrümmtem Langschnabel führt, kann hier vorausgesetzt werden. Und ebenso, daß sich bei genauerer Betrachtung wesentliche Unterschiede in Statur und Befiederung ergeben, die auf drei verschiedene Species hinweisen: insofern als — von der Gefiederfärbung zunächst abgesehen — nur eine von diesen einen spektakulären Federschopf an Hinterkopf und -hals (Abb. 1) aufweist. Bekanntlich war ein derartiger Vogel bereits 1555 von Gessner als „Corvus sylvaticus", d. h. Waldrabe bzw. im Schweizer Dialekt

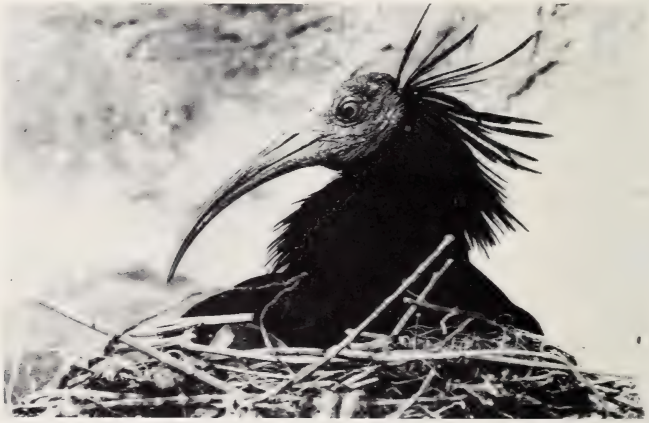


Abb. 1: Brütender Waldrapp auf seinem Nest sitzend. Birecik am Euphrat (Türkisch-Mesopotamien), mittlere 1970er Jahre. Phot. U. Hirsch.

,,Waldrapp'', als Alpenvogel beschrieben und, allerdings sehr unzureichend, abgebildet worden. Eine ungleich bessere Farbdarstellung J. Hoefnagels im Ausgang des 16. Jahrhunderts blieb nahezu 400 Jahre unbekannt (Kumerloeve 1978), so daß erst 1897 seine Identität als Ibisvogel nachweisbar wurde (Rothschild, Hartert & Kleinschmidt): nunmehr auf Grund wiederholter Funde von ,,Schopfibissen'' an Arabiens Westküste (Hemprich & Ehrenberg 1828/29), in Algerien und Marokko (Malherbe 1855, Loche 1867, Hartert & Jourdain 1923, Heim de Balsac & Mayaud 1962, etc.) sowie am oberen Euphrat (Danford 1877/80). Inzwischen waren ,,Crested Ibis''-Bilder altägyptischer Herkunft bekannt geworden: besonders von Griffith (1896/98), wenn zunächst auch zögernd gedeutet und erst von Moreau (1927/30) definitiv eingeordnet.

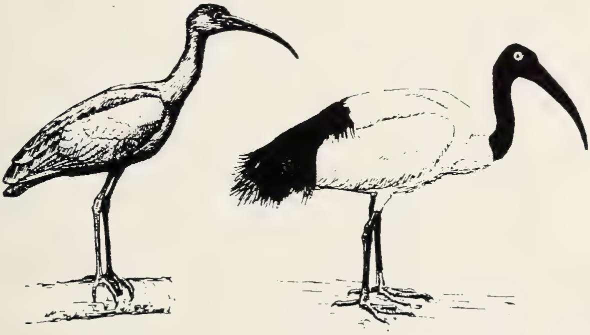


Abb. 2: Heiliger Ibis (rechts) und Brauner Sichler im Vergleich von Körperform und Gefieder; nach Etchécopar & Hüe (1964).

Vornehmlich auf die beiden schopflosen Ibisarten dürften sich die Angaben antiker bzw. vorchristlicher Autoren wie z. B. Herodots (auf Grund seines Ägyptenbesuches Mitte des 5. Jahrhunderts v. Chr.) — hierzu u. a. Wiedemann (1890), O. Keller (1909/13), Spiegelberg (1926), Delaunay (1963), W. Keller (1972) — über einen ,,weißen'' und einen ,,schwarzen'' Ibis beziehen, womit neben dem Heiligen Ibis wahrscheinlich am ehesten der Braune Sichler gemeint war (Abb. 2). Gleichwohl dürfte aber Bodenheimers (1960) Auffassung, den ,,schwarzen Ibis'' als Waldrapp zu deuten — obwohl weder u. a. bei Herodot, noch viel später bei Palerne (1581), Alpini (1584), Dapper (1670) oder Morison (1697) Hinweise auf einen Nackenschopf zu finden sind — nicht ganz fehlgehen, denn bei dem zoologisch besonders versierten Belon (1553/55) heißt es, obwohl auch er keinen Schopf erwähnt, ausdrücklich: ,,Ibis Noir . . . le bec . . peu courbé & tout rouge comme aussi les cuisses & les jambes'', was nur für *Geronticus eremita* zutrifft (cf. auch Delaunay 1963, Fußnote p. 68/70). Auch Herodots Bemerkung über die als Nahrung bevorzugten ,,winged serpents'' (cf. Lankester 1910, der darunter Heuschrecken versteht) dürfte auf Waldrapp hinweisen, der bekanntlich weit weniger an Sumpf und Moor gebunden ist als der Sichler. Sofern (mehr oder minder fließende) Gewässer als eine der möglichen Nahrungsquellen und Steilfelsen für Nistplätze nicht völlig fehlen, fühlt er sich auch in Trockengebieten heimisch, wie ich in der (inzwischen weithin zurückgedrängten) Halbwüste um Birecik am Euphrat, ähnlich in Marokko und an den ehemaligen Brutplätzen in Syrien und Algerien — über kürzliche Brutversuche berichtete Ledant 1981 — erfahren konnte.

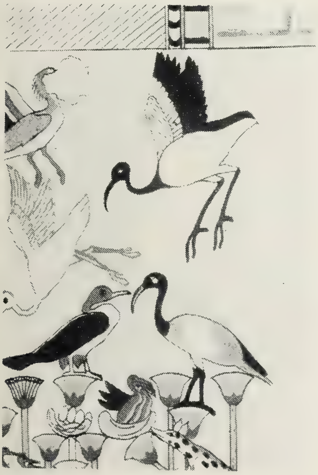
Daß jener Teil der altägyptischen Fauna, der wie diese Ibisse den damaligen Bewohnern bekannt war bzw. für deren Leben irgendwie bedeutsam erschien, über Jahrtausende, d. h. über die ,,tribal periods'' (u. a. Arnett 1973), über Vor- und Frühzeit, über die ,,Reichseinigung'' und erste Königsdynastien hinweg in nicht selten erstaunlich natürlicher Weise als Einzelbild oder Skulptur oder zur Formung von Text und Sprache erfaßt bzw. genutzt und damit letzthin überliefert wurde und blieb, ist nur durch die einzigartige Verknüpfung ursprünglich totemistischer Vorstellungen mit durchaus profanen Bedürfnissen und religiösen Erwartungen möglich geworden [1]). Auch wenn sich diese ganz unverkennbare Originalität nach dem Urteil mancher Ägyptologen und Kunstkritiker bereits im Ausgang der 5. Dynastie, d. h. etwa ab 2300 v. Chr. (Beckerath 1971), abzuschwächen begann und je nach Können und wohl auch Arbeitsbedingungen der meist namenlos gebliebenen Maler und Schreiber zu erstarrten Formen oder unverkennbaren Imitationen führte, — was über viele weitere Jahrhunderte dominierte und bildhaft seinen überzeugenden Ausdruck erhielt, war jenes geradezu einmalige Partnerschaftsverhältnis zwischen Göttern, Menschen und Tieren, d. h. war jene Welt mythisch-magischer Zusammengehörigkeit, jener ,,Verwandtschaft zwischen Göttern und Menschen'' (Champollion-Figeac 1839) und jener sozial bindenden Bräuche mit all ihren Konsequenzen vom Pharao und seiner Umgebung abwärts bis zur Masse des Volkes, mit Tieren als Symbole und ,,Gefäße göttlicher Macht und als sichtbare lebendige Bilder'' (Hornung 1967) der Gottheiten. Vornehmlich gegen Ende der 18. und während der 19. und 20. Dynastie, d. h. im Ausklingen der Großmachtperiode (um 1300/1100 v. Chr.), drang dieser Volksglaube immer mehr in die offizielle Staatsreligion ein und führte schließlich insbesondere während der 26. Dynastie (664—525 v. Chr.) zu jenem weit übersteigerten Tierkult, der im damaligen Griechenland — obwohl auch hier manchen Vogelarten wie ,,dem Adler'' (Steinadler), ,,der Eule'' (am ehesten Steinkauz) und dem eingebürgerten Pfau eine deutliche Sonderstellung eingeräumt wurde (Wiedemann 1912) — mit Befremden aufgenommen und im antiken Rom nicht selten verhöhnt wurde (u. a. in Juvenals Satiren: ,,Wer wüßte nicht, an welche Ungeheuer Ägypten seine unsinnige Verehrung verschwendet. Die einen beten das Krokodil an, die anderen . . . angesichts des mit Schlangen gemästeten Ibis'' (Lenz 1856, Roeder 1960 etc.). Erst der Aufstieg des Christentums bzw. Kaiser Theodosius' Edikt im Jahre 392 n. Chr. über das Verbot aller ,,heidnischen Bräuche'' setzte dieser Tierverehrung und sonstigen altägyptischen Glaubens- und Todesvorstellungen ein allmähliches Ende (Grimm 1975).

---

[1]) Bei der großen Zahl mehr oder minder einschlägiger Publikationen kann hier (s. Schriftenverzeichnis) nur auf folgende, möglichst nach zeitlichem Ablauf genannte Autoren verwiesen werden: Virey (beschrieb 1910 den ,,Culte des animaux'' und die ,,Origines de la zoolâtrie''), Moret, Loret, Naville, Reinach, Jéquier (unterschied ,,Age fétichiste, Age zoolâtrique et Age anthropomorphique''), Capart, van Gennep, Scharff, Sethe, Erman, Frankfort, Vandier, Junker, Morenz und Thurnwald.

Heiliger Ibis, *Threskiornis aethiopicus* (Latham, 1790)

Bis dahin war ihm, dessen überkommene Namen (lateinisch vormals *Ibis religiosa* G. Cuvier, 1817, englisch Sacred Ibis, französisch Ibis sacré) gewiß nicht zufällig derart aussagekräftig sind, unter den Ibisvögeln Altägyptens der höchste Rang zugekommen. Zweifellos damals ein häufiger und durch sein leuchtend weißes Rumpfgefieder bei nacktem schwarzem Hals und Kopf sowie dunklen Schmuckfedern über dem Hinterrücken (Abb. 2—4) besonders auffallender Vogel, diente seine stattliche Figur allmählich als Gauzeichen



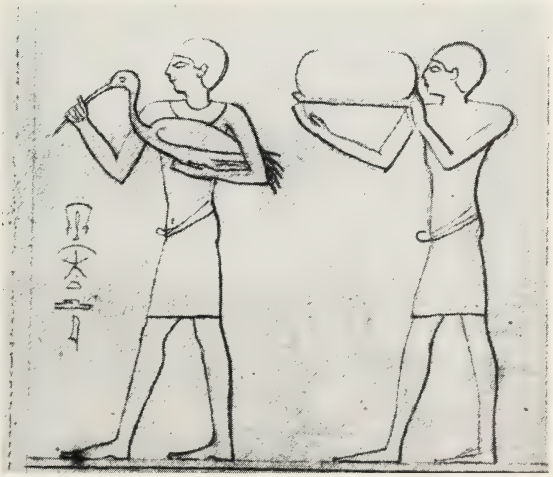
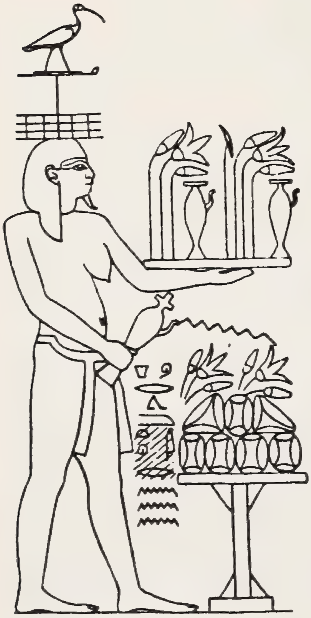


Abb. 3 (links): Vogelgruppe mit zwei Heiligen Ibissen (dunkle Schmuckfedern über Körperende!). Beni Hassan: Altes Reich, 12. Dynastie (1991—1785 v. Chr.); nach Lepsius et al. (1849/59).

Abb. 4 (rechts): Heiliger Ibis (zerschlissene Schmuckfedern über Körperende, gebogener Schnabel) von Mann getragen. Gizeh/Gizâ: Altes Reich, mittlere 5. Dynastie, Pharao Niuserrê (um 2400—2360 v. Chr.); nach Lepsius et al. (1849/59).

(Abb. 5) für das seinen ökologischen Ansprüchen besonders gemäße nordöstliche Nildelta ,,entre Mansourah et le lac Menzaleh, . . . au nord des villes antiques de Mendès et de Tmouis'' (Jéquier 1946) und damit als ,,Standarte'' des jeweiligen Herrschergeschlechts (u. a. Hommel 1926, Scharff 1927, Sethe 1929, Helck 1974). Und im Laufe der weiteren Entwicklung stieg er, in immer größeren Teilen Ägyptens verehrt, zum Symbol des Gottes Thot (der unter griechischem Einfluß nicht selten mit Hermes identifiziert wurde) auf, d. h. des Gottes der Weisheit, des Erfinders der Zeitrechnung und der Hieroglyphenschrift (u. a. Champollion le jeune 1835/45, Champollion-Figeac 1839, Pierret 1875, Boylan 1922, Nagel 1943, Buhl 1974), der Gottheit des Mondes und nächtlichen Vertreters des Sonnengottes, zugleich — hierbei ebenbürtig dem Pavian — des obersten Richters beim Totengericht (u. a. Champdor 1963, Seeber 1976, Champdor & Lurker 1977, Rossiter 1979) und Schreibers im Himmel sowie Träger weiterer Würden. In seiner Mittlerstellung zwischen Gott und den Menschen sehr häufig als ein menschlicher Rumpf mit Ibiskopf (Abb. 6) dargestellt, erfuhr er schließlich in ganz Altägypten hohe bis höchste Verehrung.



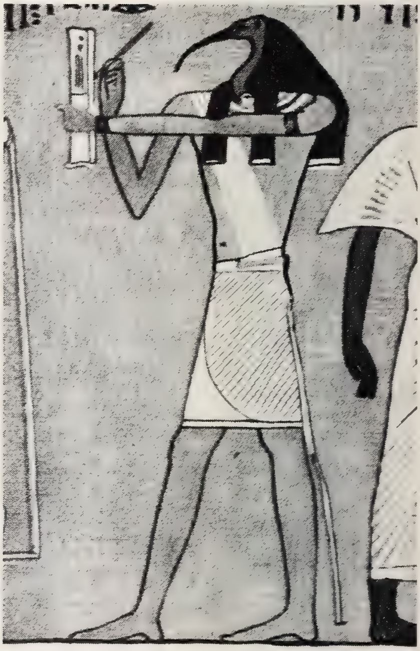


Abb. 5 (links): ,,Le nome de l'Ibis''. Nome (antik) — politisch-administrativer Gebietsteil Altägyptens; nach Jéquier (1946).

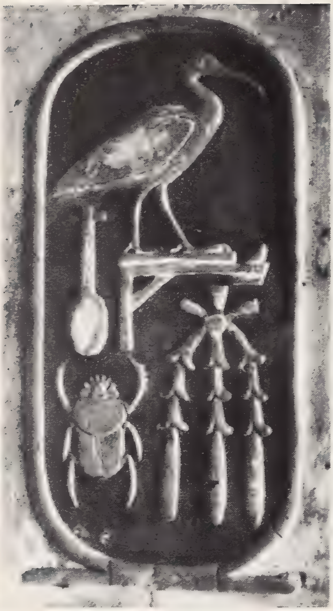
Abb. 6 (rechts): Gott Thot-Darstellung: Menschengestalt mit Kopf des Heiligen Ibis. Papyrus Hunefer: Neues Reich, 19. Dynastie, Sethos I. (um 1300 v. Chr.); nach Champdor (1963).

Als übliches Zeichen bzw. als Lesung für den Gott Thot und sein Heiliger-Ibis-Symbol galten der Name resp. die Konsonanten [2] Ḏḥwt und auch Ḏḥwtj sowie späterhin für die ,,Standarte'' das (offenbar ptolomäische) Femininum hb(j) oder hb(j)t. Da dem hbj bzw. ib die Bedeutung ,,Herz'' zukommen soll, dürften magisch-sprachliche Zusammenhänge zum Vogelnamen ,,Ibis'' und zu der Tatsache, daß Ibismumien nicht selten mehr oder minder in Herzform bestattet wurden, nicht auszuschließen sein (u. a. Junker 1928/53). Auch in den Horapollon-Hieroglyphen des 4. Jahrhunderts n. Chr. werden Beziehungen zur Herzform angedeutet (v.d. Walle & Vergote 1943, Janssen et al. 1947), und ähnlich wird — vielleicht hier wie sonst abgeschrieben? — bei Dapper (1670) ,,Der Egiptische Storch oder Eib/Ibis'' (auf der S. 123 beigefügten Abbildung ist allerdings ein hochbeinig-schwärzlicher Sichler dargestellt) mit der menschlichen Herzform verglichen. Nach Zivie (1980) wurden, offenbar ganz oder hauptsächlich *Threskiornis aethiopicus* betreffend, vormals auch verschiedene Qualitäten wie ,,Grand ibis'' hb-wr und ,,Ibis auguste'' hb-šps unterschieden und soll sich deren Schnabel ,,sans doute rapprocher au caractère parfois belliqueux de Thot manieur de couteau''. Ihm auch die Lesung thn zuschreiben zu wollen, ist unhaltbar: sie betrifft am ehesten den Nimmersatt-Storch, *Mycteria ibis* (Linnaeus 1766). Als Beweise hohen Ranges des Thot-Vogels und entsprechender Verehrungswürdigkeit können auch die sogenannten ,,Königsringe'' (französisch ,,cartouches'') gelten, in denen sein Bild mit dem Namen des jeweiligen Pharaos und weiteren magischen Zeichen vereint ist: in Abb. 7 mit jenem von Tuthmosis III. (1490—1436 v. Chr.), des größten Kriegshelden der 18. Dynastie und damit der ägyptischen Großmachtperiode. Bei einem durch v. Bissing (1940) beschriebenen ähnlichen Fund aus Assur handelt es sich entweder um Tuthmosis I. (1508—1439 v. Chr.) oder um Tuthmosis IV. (1413—1404 v. Chr.).

Trotz beträchtlicher Bemühungen ist die derzeitige Kenntnis der damaligen Situation der Heiligen Ibisse durchaus unbefriedigend, teilweise auch widersprüchlich, und stützt sich in vielem fast nur auf Vermutungen. Wurden sie in ihren damaligen vorwiegend unterägyptischen Brutgebieten — Eier bzw. Gelege sind bekanntlich erhalten geblieben (u. a. Whittemore 1914) — ähnlich den vielen Wildenten, Wildgänsen (Kuentz 1924, Boessneck 1960), Kranichen (Boessneck 1956), auch Reihern, Kormoranen und anderen Wasservögeln gefangen?: nur zufällig oder bewußt?, nur für kultische Zwecke oder gelegent-

---

[2] Erinnert sei daran, daß ,,die ägyptische Schrift . . . bei der lautlichen Bewertung der Bildzeichen lediglich das Konsonantengeripppe der Wörter berücksichtigt, von den Vokalen, die es füllen, aber ganz absieht'' (Sethe 1935) (s. auch u.a. Spiegelberg 1907, Sottas & Drioton 1922, Erman 1929, Gardiner 1957, Badawi & Kees 1958). Bei Jéquier (1946) heißt es speziell: ,,Ce n'est qu'à partir du Moyen Empire qu'on rencontre dans les textes le nom du Dieu-Ibis écrit phonétiquement sous la forme Djehouti, avec les variantes Djehoutet, Djehout (voir Boylan: Thoth) . . .''.



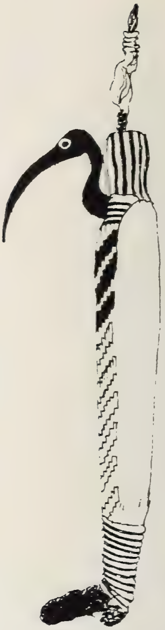


Abb. 7 (links): Königsring (cartouche) von Tuthmosis III., mit Heiligem Ibis und Skarabäus. Neues Reich, 18. Dynastie (1490 bis um 1436); nach Iversen (1961).

Abb. 8 (rechts): ,,An Ibis mummy in elaborate wrappings found in the Ibis cemetary at Abydos''; nach Pace (1974). Vgl. hierzu Loat (1914) und Whittemore (1914).

lich auch zur menschlichen Ernährung?? Manches könnte dafür sprechen, daß mindestens einige von ihnen neben dem üblichen Wassergeflügel sowie Trappen und vielleicht noch anderen größeren Vögeln in die Geflügelhöfe gelangten, deren es eine Unzahl gegeben haben muß (Helck 1963 erwähnt einen Nachweis über 22 530 Vogelhirten). Wurden dort auch Ibisse gehalten bzw. nach Möglichkeit gezüchtet (u. a. Wreszinski 1936, Kees 1956) [3]), oder blieb solches nur Tempelanlagen vorbehalten? Oder kam es sogar (als Ausnahme?) zu Mästung und Schlachten (Klebs 1915/34)?? Mit der mindestens aus der Blütezeit des Tierkults, d. h. zwischen 1300 und 525 v. Chr. (19.—26. Dynastie) bekannt gewordenen Todesstrafe für vorsätzliche Tötung eines solchen Ibis oder gleichrangiger heiliger Tiere scheint solches unvereinbar. Die Annahme, daß Ibisse in dem Thot geweihten und entsprechend abgeschirmten Tempelbereichen gehalten wurden, steht außer Frage; wie es sich mit evtl. kultischer Opferung — wie solche z. B. bei Gänsen nicht unüblich war (u. a. Kees 1942, Zauzich 1976) — verhielt, bleibt ungewiß. Als ,,Ibium'' ist vornehmlich Hermopolis magna (Stadt des Hermes/Thot) bekannt geworden (Wiedemann 1890, Hopfner 1913, Montet 1975 etc.), dazu Hermopolis parva und weitere Zentren. Besonders bedeutsam hierzu sind die Funde von Preisigke & Spiegelberg (1914), die 29 auf Steinen oder Scherben überlieferte Urkunden aus den Jahren 79—53 v. Chr., d. h. aus der Regierungszeit des Königs Ptolemaios XIII. Neos Dionyssos, auswerten konnten: ein mindestens 14 000 Ibisse und Falken betreffendes Material. Ihnen zufolge bestand ein ,,Ibium'' aus drei Anlagen: dem eigentlichen Tempel mit Kapelle, dem mehr oder minder mit Käfigen bzw. Volieren ausgestatteten Unterbringungsbereich der Vögel und den für sie vorgesehenen Ruhestätten. An der prozessionsartigen Bestattung — meist handelte es sich um im weiteren Umkreis totgefundene Heilige Ibisse, die u. U. längere Zeit aufbewahrt worden waren — nahmen vom Balsamierungshaus die jeweils höchsten Staatsbeamten eines Gaues teil, deren Namen auf den erwähnten Urkunden angegeben sind. Über weitere Einzelheiten vgl. auch Northampton et al. (1908). Die Zahl der bisher nachgewiesenen Nekropolen für heilige Tiere ist sehr beträchtlich. Was speziell die für Ibisse bestimmten ,,Ibitaphien'' betrifft, sind jene im Raum Bakliya (von wo der Ibiskult ausging), bei Saqqara, Abydos, Touna el-Gebel, Gizâ, Bahriya, Kom Ombo, Theben-Ost, Kanopus und Sumenu hervorzuheben.

---

[3]) Gonzales (1673) fand 1665/66 ,,L'Ibis est un oiseau spécifiquement égyptien et familier des bords du Nil. Bien des grands Seigneurs élèvent cet oiseau, qui vit au milieu de leurs poules'', was auf eine seit der Antike überkommene Praxis hinweisen könnte. Züchtung nur als Ziervogel?

Nur sehr kursorisch kann hier der vielschichtige Komplex der Tier- bzw. speziell Ibismumifizierung behandelt werden. Auch hierüber gehen sehr frühe Hinweise vornehmlich auf Herodot zurück. Daß es für Hunde, Schafe und/oder Ziegen sowie Gazellen auf ägyptischem Boden bereits in neolithischer Zeit bestimmte Bestattungsplätze gab, ist bekannt (Behrens 1963); hingegen liegen nur unzureichende Erkenntnisse über den Fortgang bis hin zur eindeutig dem religiösen Vorstellungsbereich zugehörigen Mumifizierung von Tierkörpern vor. Daß diese, was Vögel anbetrifft, bereits im 17. Jahrhundert nachgewiesen[4]) werden konnte, lehrt eine Beschreibung de Bruyns (1698) —

---

[4]) Ansonsten befassen sich Reiseberichte aus diesem Zeitraum und noch früher — wenn überhaupt — mit menschlichen Mumien, z. B. jene von Palerne (um 1581), Prinz Radzivill (1580/83 etc.), Alpinus (1584 etc.), Villamont (1595/96), Lithgow (1611 etc.), Fauvel (1631), Stochove (1643), Seguezzi (1651), Sommer (1664), Thévenot (1665), Dapper (1670), Gonzales (1673), Della Valle (1674), Moncomys (1677), Brémond (1679), Morison (1704), Coppin (1720), Brown (1739), Rouelle (1754) u. a. Auch der zoologisch bedeutsame Belon (1547/55) scheint Ibismumien nicht kennengelernt zu haben. Im ganzen vergleiche man hierzu die von S. Sauneron, O.V. Volkoff, Chr. Libois et al. bearbeitete Buchreihe ,,Voyages en Egypte des années . . .'' (16.—18. Jahrhundert) des ,,Institut français d'Archéologie Orientale du Caire'', von der seit 1969 mindestens 21 Bände erschienen sind. In diesen finden sich noch viele weitere Angaben vorliegender Thematik. Daß Tier- bzw. Vogelmumien, ähnlich Menschenmumien (Wiedemann 1906), jemals als Medizin verwendet worden sind, scheint nicht nachgewiesen zu sein.

er hatte seine Orientreise am 1. Oktober 1674 angetreten — vom ,,Veld der Mummien'' beim ,,Dorp Sacara'', in der es heißt: ,, . . . verscheyde ruyme kamers . . . vol potten van gebakkene aarde, en met dekzels van dezelve aarde toegestopt, in dewelke gebalsende vogel, van allerhande flag, bewaard wierden, yder vogel in zyne eygene pot, ook vonden wy daar hoender eyeren, gantsch geheel, maar ledig . . .'' Gut möglich, daß es sich hierbei (auch) um Ibismumien handelte, denn im folgenden 18. Jahrhundert mehrten sich allmählich die Berichte über solche, vornehmlich durch Shaw (1738), Edwards [5]) (1747/51), Caylus (1764), Blumenbach (1782), Chaulnes (1783), Bruce (1790), Pococke (1791), Sonnini (1798) und andere.

Als Teilnehmer an Napoléons I. Ägyptenfeldzug berichtete Denon (1798/99) — einer der engagierten Vorläufer ägyptologischer Forschung — u. a. über rund 500 bei Saqqara gefundene Ibismumien. Solche in Museumsbesitz wurden z. B. in London (Blumenbach 1794), Wittenberg (Langguth 1802/03) und Paris (1804/05) untersucht. G. Cuvier (1804) glaubte hier zunächst, einen ,,courlis'' vor sich zu haben, den er als ,,*Numenius Ibis* Cuvier'' benannte; erst nach Savignys im Jahre 1805 erschienener Studie (cf. Pallary 1926, 1931/34) erhielt dieser 1817 den bezeichnenden Namen ,,*Ibis religiosa* Cuvier'' mit ,,Ägypten'' als terra typica. Auch Jomard (1809) ist in diesem Zusammenhang zu erwähnen, und für die Folgezeit sei auf Belzoni (1821/22: ,,The birds are squeezed together and lose their shape, except the Ibis . . .''), Pettigrew (1834), auf Champollion-Figeac (1839: führt Ibismumien bereits ,,par milliers'' an), Vyse bzw. Perring (1840/42), Lepsius (eine von ihm initiierte Übersichtskarte der bisher bekanntgewordenen Ibitaphien erschien 1843), dazu auf F. Lenormant (1857), Mariette (1875), Wilkinson (1878) und Lanzone (1886) verwiesen. Auf der 1897 von de Morgan publizierten Lagekarte der ,,Nécropole Memphite'' ist wenig nordöstlich der ,,Tombe des Boeufs'' (also des Bestattungsplatzes der heiligen Apisstiere) die ,,Tombe des Oiseaux'' eingetragen. Spätere Informationen gehen vornehmlich zurück auf Hopfner (1913), Loat (1914), Whittemore (1914), Preisigke & Spiegelberg (1914), Budge (1925), Spiegelberg (1928), Keimer (1930), Moreau (1930), Gabra (1939), G. Jéquier (1946), Vandier (1950), Emery (1965), Pace (1974), Lauer (1976) und Leca (1976), — von allgemein der altägyptischen Mumifizierung gewidmeten Arbeiten wie z. B. von Rouelle (1754), Gannal (1838), G.E. Smith & Dawson (1924), Moodie (1931), Lauer & Iskander (1955) sowie David et al. (1979) abgesehen (cf. Pratt 1925, 1942).

---

[5]) Zu der Abbildung und eingehenden Beschreibung eines Schnabels bemerkte Edwards (1751, S. 228): ,,Je n'ai que le Bec d'un de ceux-ci, qui a été tiré d'un pot de terre, dans lequel l'oiseau avoit été autrefois embaulmé, et qui a été dernièrement apporté d'Egypte.'' Er glaubte, den Vogel zu den Kranichen, ,,qui ont le bec fait en arc ou en forme de faux'', stellen zu müssen.

Ebenso umfängliche wie gründliche Untersuchungen an ägyptischen Tiermumien wurden erstmals von Lortet bzw. Lortet & Gaillard (1903/09) durchgeführt, wobei ,,Ibis sacrés momifiés en nombre immense'' gefunden wurden, allerdings ,, . . . bien qu'on les eût protégés séparément dans les vases en terre, se trouvent toujours en très mauvais état de conservation: on ne peut recueillir un seul squelette entier!'' Weniger ärgerlich war die Situation, als Loat (1914) im Jahre 1913 den Ibisfriedhof bei Abydos entdeckte: etwa 1500 Mumien sowie viele ,,bundles'' von Knochen und Federn nebst Überresten von Jungibissen. Erneut stellen sich die voranstehend bereits erwähnten Fragen: gestorben? geopfert? Nahrungsreste?? Anders als bei Lortet & Gaillard fiel hier ,,the wonderful variety of bindings, chiefly geometrical patterns, woven with the greatest skill and precision'' auf (Abb. 8). Weniger positiv waren ebenda im folgenden Jahre (1914) Whittemores Befunde an rund 150 Mumienbehältern, die über 2500 Stück (pro Behälter 2—3, mehrfach aber auch bis ca. 100 Ibismumien) enthielten: ,,in these small sealed jars always plainly and usually carelessly wrapped'', dazu aber auch gefüllt mit etwa 40 bis 200 Ibiseiern sowie wenigen ,,Hawks's eggs'', teilweise sorgfältig in Leinen gewickelt. Emery (1965), der von solchen Mumien über 500 abbauen und untersuchen ließ, fand ,,Many were decorated with elaborate embroidered and appliqué design such as seated figures of Thoth''(!). Bei dem nicht weniger erfahrenen Lauer (1976) heißt es: ,, . . . another gallery filled from top to bottom with Ibis mummies in intact pottery jars, . . . enormous quantity of these mummified birds, whose number must easily exceed a million.'' Und Leca (1976) hält es sogar für möglich, deren Zahl auf 4 Millionen beziffern zu können, was sehr an Gannals Aussage vor nahezu 140 Jahren erinnert: ,, . . . à Tounet el-Gebel, au delà d'Hermopolis . . . sont renfermés des millions d'Ibis et d'oeufs d'Ibis; à Antinoédes myriades d'Ibis se trouvent sous le sable à fleur de terre . . .; à Achmin il existe une montagne remplie d'oiseaux.''

Ob nun 1 Million oder gar 4 Millionen: nach wie vor bleibt problematisch, wieso im relativ begrenzten Zeitraum des ausgehenden Neuen Reiches und der Spätzeit, damit die Extremphase des Tierkults einbezogen, eine derart hohe Anzahl Heiliger Ibisse existent und für Mumifizierung verfügbar war. Reicht dafür Lortets (1905) Erklärungsversuch aus: ,, . . . dans l'Egypte pharaonique où cet animal se multipliait librement et en grand nombre, respecté des habitants. Confiant dans la sécurité complète dont il jouissait, il nichait jusque dans les villes et trouvait une nourriture facile sur les bords des canaux et des lacs. L'Ibis paraît s'être peu-à-peu habitué à cette vie et a dû rester très certainement, en Egypte pendant des siècles, dans un état de demi-domestication.''? Preisigke & Spiegelbergs (1914) Vermutung, daß diese Ibisse, da sie nicht getötet werden durften, sich ,,ins Ungemessene vermehren'' konnten und zur ,,realen Landplage'' wurden, spricht dafür. Halb- und örtlich auch Volldomestikation ,,en masse'' führte allmählich zur Mumifizierung ,,en masse''. Daß dabei auch die dem einzelnen Vogel entgegengebrachte Verehrung erhalten blieb, zeigt z. B. folgender bezeichnender Vorgang (Spiegelberg 1928): ,, . . . hat der Schreiber Hôre die Leiche eines Ibis in dem Kanal Ramses I. gefunden. Der Vogel war wohl darin ertrunken und hatte durch diesen Tod eine besondere Heiligkeit erlangt. Um so mehr Grund für den Finder der Leiche, sich ihrer anzunehmen und sie einbalsamieren zu lassen.'' (Ende 19. Dynastie um 1200 v. Chr.). Über die ,,besondere Heiligkeit'' durch Ertrinken vgl. Griffith (1909).

Seit wann *Threskiornis aethiopicus* nicht mehr in Ägypten brutheimisch ist, kann kaum näher angegeben werden. Moreau (1930) verwies auf 1876; Shelley (1872) kannte bereits keinen Nachweis. Zum Vergleich erwähnt seien die Veröffentlichungen von Meinertzhagen (1930), sowie am Rande Whymper (1909), Nicoll (1919), Koenig (1926/28, 1936) sowie Meininger & Mullié (1981). Derzeit ist die Art auf Aethiopis, Süd-Irak und Madagaskar beschränkt (Wolters 1975/82).

Brauner Sichler, *Plegadis falcinellus* (Linnaeus, 1766)

Wie voranstehend ausgeführt, ist unter dem von Herodot und anderen Autoren alter Zeit erwähnten ,,Schwarzen'' Ibis offenbar meist dieser Glossy Ibis bzw. Ibis falcinelle zu verstehen. Wegen seines relativ einfarbig dunklen Gefieders soll er als Schmutz- sowie als Trauersymbol gegolten haben: im Alten Reich, d. h. bis um 2000 v. Chr., in mehr oder minder aufrechter Haltung (cf. Abb. 2), im Neuen Reich, d. h. etwa seit 1500 v. Chr., eher in geneigter, den Schnabel zum Boden senkender Stellung (Abb. 9) dargestellt. Dieser als ,,su-

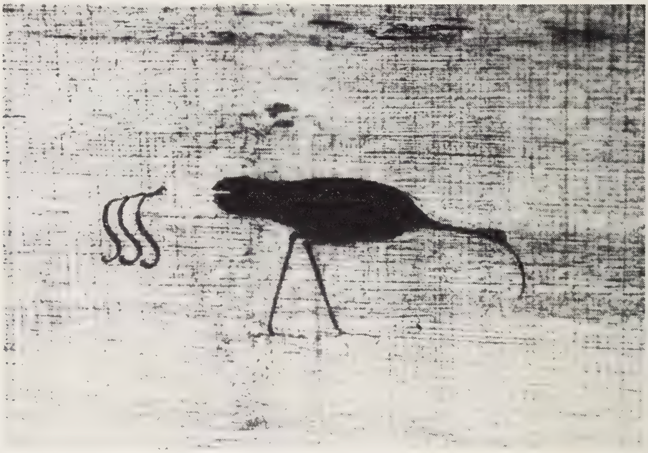


Abb. 9: Brauner Sichler (*Plegadis falcinellus*) in der im Neuen Reich üblichen Darstellung mit abwärts geneigtem Kopf. Papyrus Katseshni (Museum Kairo): Neues Reich, 21. Dynastie (um 1080—946 v. Chr.); nach Naville (1914).

chen und finden'' deutbare Bewegungsablauf dürfte dem Sichler den altägyptischen Namen gm.t (= der Findende, vom Verbum gm.j = finden abgeleitet) eingetragen haben. Anscheinend fand diese Hieroglyphe, deren Identität von Firth & Gunn (1926) erkannt und von Keimer (1930) sowie von Edel (1961) bestätigt wurde, noch mehr Verwendung als jene des Thotvogels, mindestens soweit es sich um profane Texte handelte (Zivie 1980). Auf bildhaften Darstellungen ist es nicht immer leicht, die beiden schopflosen Ibisse auseinanderzuhalten. Zwar sind beide Arten morphologisch und feldornithologisch gut unterscheidbar (Abb. 2), aber vielfach sind die für *Threskiornis* bezeichnenden dunklen Schmuckfedern an Hinterrücken nicht oder nur unzureichend dargestellt. Nicht völlig zweifelsfrei ist z. B. eine u. a. von Wreszinski (1936) wiedergegebene Abbildung ,,Wasservögel im Schilf'' (Abb. 10). Mehr oder minder gilt solches für Illustrationen bei früheren (z. B. Caylus 1764) und neueren Autoren. Anscheinend war der Braune Sichler in Altägypten kein seltener Brutvogel, da er besonders in Unterägypten weithin zutreffende ökologische Voraussetzungen fand. Gleichwohl dürfte er nicht oder kaum wesentlich in den dominierenden Tierkult eingebunden gewesen und nicht mumifiziert worden sein. Soweit bekannt, konnten bisher nur 5 Sichlermumien nachgewiesen werden: eine (die erste?) durch Olivier (einen Zeitgenossen von G. Cuvier und Savigny) und vier durch Lortet & Gaillard, — korrekte Bestimmung vorausgesetzt! War es irrtümlich zu solchen Mumifizierungen gekommen? Oder gibt es weitere Stücke unter der Masse noch unberührt oder unzerstört gebliebener Ibismumien? Auch — wie vorweggenommen sei — beim Waldrapp fehlen entsprechende Nachweise. Ob der — im Brutgeschäft örtlich nur bedingt bestän-

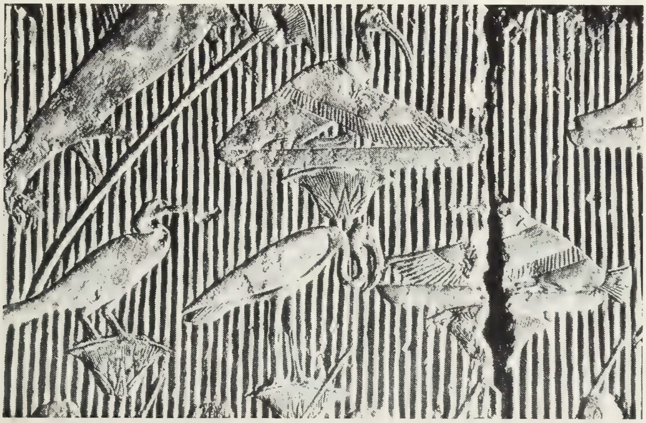
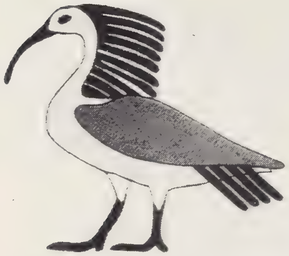
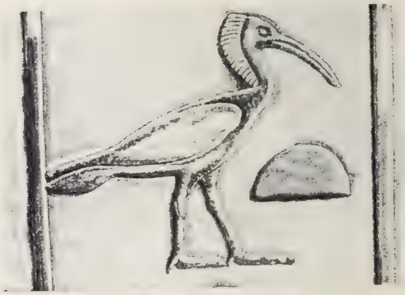


Abb. 10: Wasservögel, darunter schopflose Ibisse und Reiher, im Schilf. Saqqâra, Grab des Mereru-kâ: Altes Reich, frühe 6. Dynastie (um 2300—2200 v.Chr.); nach Wreszinski (1936), Brunner-Traut (1951), Adams (1969) etc.

dige — Sichler noch zur Brutvogelwelt Ägyptens gehört, ist fraglich: Etchécopar & Hüe (1964) halten es für möglich, Ledant et al. (1981) wissen nichts hiervon, auch nicht Mayaud (1982) in Marokko.





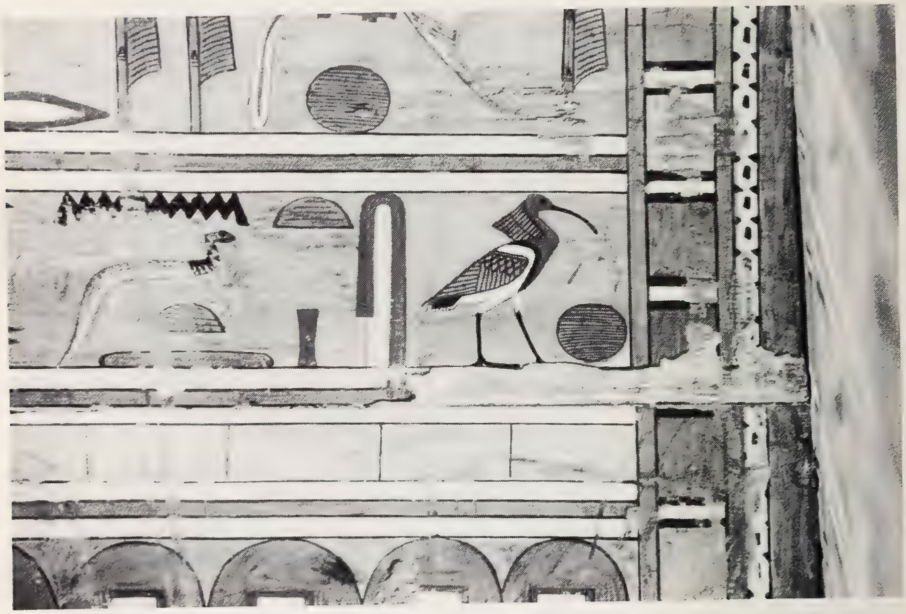
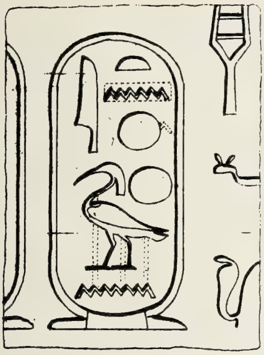


Abb. 11 (oben links): ,,Crested Ibis (species?)''. Beni Hassan: Altes Reich, 12. Dynastie (1991—1785 v. Chr.); nach Griffith (1896).

Abb. 12 (unten): Waldrapp auf Sargschrein. Deir-el-Bersha: Mittleres Reich, offenbar 11. Dynastie (2134—1991 v. Chr.); nach Budge (1924), Dr. M.L. Bierbrier (mündlich und schriftlich).

Abb. 13 (oben rechts): Waldrapp, Opferkammer des Achet-Hetep-Her: Altes Reich, 5. Dynastie, Pharao Nefer-Irkarê (um 2430—2410 v. Chr.); nach Holwerda et al. (1905) (s. Mariette 1882/89).



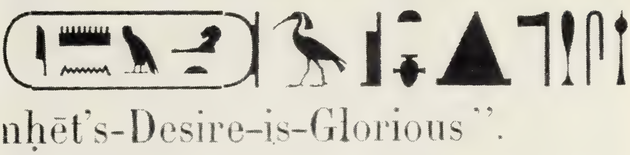


Abb. 14 (links): Block aus Karnak mit Waldrappfigur. Karnak: Neues Reich, 18. Dynastie (um 1554—1305 v. Chr.); nach Lepsius et al. (1849/59).

Abb. 15 (rechts): Waldrapp-Hieroglyphe in der beim heutigen Textdruck üblichen Form. Originalvorlage an der Pyramide des Amenenhet: Altes Reich, frühe 6. Dynastie (um 2300—2200 v. Chr.); nach Firth & Gunn (1926).

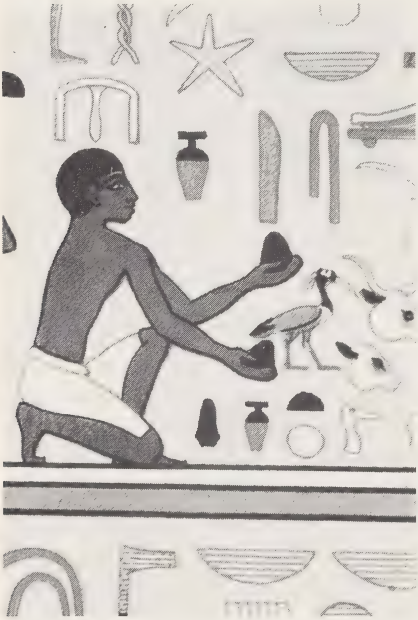
Waldrapp, *Geronticus eremita* (Linnaeus, 1758)

So völlig es derzeit beim geschopften Ibis, dem Hermit Ibis oder Bald Ibis im Englischen und Ibis chauve oder chevelu im Französischen an Mumienbelegen fehlt, — als mehr oder minder zutreffende Abbildung oder als Teil zahlreicher Hieroglyphentexte ist er, damit seine Existenz in Altägypten demonstrierend, keineswegs selten vertreten. Fast jede nähere Durchsicht älteren oder neuen Schrifttums erweist solches. Gleichwohl wurde diese dritte Art über lange Jahre nur vage und ohne Versuch gesicherter zoologischer Bestimmung angeführt, z. B. noch 1896 von Griffith als ,,Crested Ibis (species?)'' mit einem deutlichen Fragezeichen (Abb. 11). Erst zwei Jahre später erfolgte der Durchbruch, indem derselbe Autor — unter Beifügung eines weiteren, allerdings ungeeigneten Bildes — mit folgenden Worten über den ,,Crested Ibis (*Ibis comata* [6]))'' berichtete: ,,It is now found in South Algeria and across Abyssinia into Arabia. It has apparently never been recorded from Egypt, but there is no other bird with which the type can be identified''. Griffith bezog sich hierbei vornehmlich auf v. Heuglin (1873), auf den bereits erwähnten arabischen Nachweis der Hemprich & Ehrenberg Expedition (1828/29) sowie auf die französischen Feststellungen in Algerien und Marokko (vgl. Heim de Balsac & Mayaud 1962). Vom tiergeographischen Zusammenhang mit der Alpenfauna wußte er offenbar nichts, anscheinend auch nichts von der Waldrappkolonie am oberen Euphrat (1879).

---

[6]) Dieser Name mußte gemäß dem zoologischen Prioritätsgesetz durch *Geronticus eremita* ersetzt werden.

Vergleicht man altägyptische Waldrappbilder, so fallen gravierende Unterschiede bezüglich des Schopfes auf: teils liegt ein geradezu voluminöses Federngebilde dem Hinterkopf und -hals an, mehr oder minder bis zum Oberrücken reichend (Abb. 11—13), teils hängt er ziemlich frei und lang herab (Abb. 14), wie es bei der modernen Druckvorlage für die Waldrapp-Hieroglyphe üblich ist (Abb. 15). Häufig wirken die Federn mehr oder weniger stilisiert (Abb. 16), nicht gerade selten aber auch nahezu natürlich wiedergegeben (Abb. 17), wie Vergleiche mit lebenden Artgenossen oder mit Photos von solchen z. B. bei Fendrich (1972), Hirsch (1974/79, dazu voranstehend Abb. 1), Hirsch & Schenker (1977), auch Kumerloeve (1978) erkennen lassen. Im ganzen sollte hierbei und ebenso angesichts der nicht selten unnatürlichen bzw. verzerrten Größenverhältnisse (z. B. Abb. 16) die Einsicht erwachsen, daß es sich nur bedingt um eine „richtige", d. h. naturgetreue Wiedergabe von Vogelgestalten und sonstigen Tieren — gewiß manchem dieser damaligen Künstler kaum zureichend bekannt — handeln konnte und sollte, sondern zugleich um die überzeugende Darstellung von für Glaubens- und Wertinhalte bedeutsamen Symbolen (u. a. Schäfer 1936, Kötting 1964, Iversen & Shibata 1975).



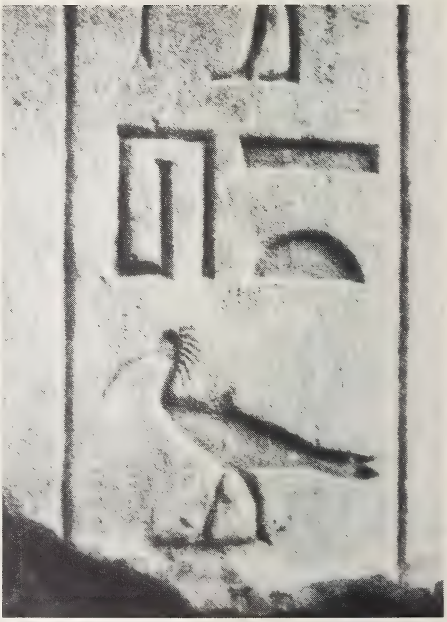
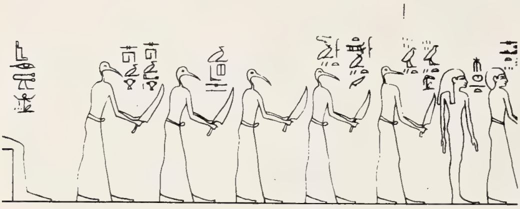


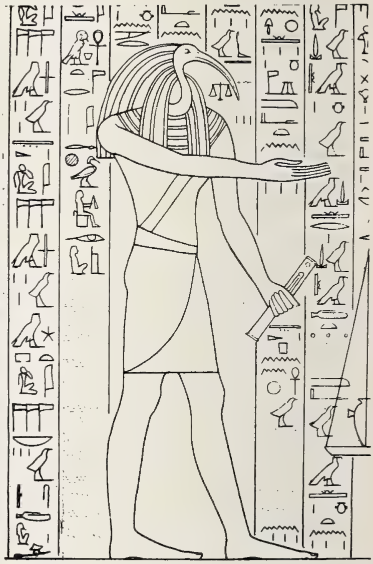
Abb. 16 (links): Knieender Mann mit Waldrapp. Gizeh/Gîza: Altes Reich, 4. Dynastie (um 2570—2450 v. Chr.); nach Lepsius et al. (1849/59).

Abb. 17 (rechts): Waldrappdarstellung in auffallend natürlicher Wiedergabe. Opferkammer des Achet-Hetep-Her: Altes Reich, 5. Dynastie, Pharao Nefer-Irkarê (um 2430—2410 v. Chr.); nach Holwerda et al. (1905/08) (s. Mariette 1882/89).

Für den Waldrapp gültig scheint die Lesung 3h bzw. lauthaft a.ch (deutschsprachig) bzw. akh (englisch), nach Kuentz (1920) auch akhit. Bekanntlich ist er (cf. Farbtafel bei Kumerloeve 1978), vom stumpfen Rot seines gebogenen Schnabels, der Beine und Kopfseiten (bei bläulich grauem Oberkopf) abgesehen, ein grünschwärzlicher Vogel, dessen Gefiederglanz sich im Bereich der mittleren Flügeldecken je nach Lichteinfall bronze-purpurn-lila verdichten und auffällig irisieren kann. Im Sinne von glänzend, dazu deutschsprachig auch verklärt, großartig, licht und leuchtend, erhaben, wirksam, wohltätig, auch ,,mit Geisteskraft ausgestattet'' u. ä. (Brugsch, Otto, Sethe, Kees, Badawi & Kees etc.) beziehen sich hierauf die genannten Hieroglyphen bzw. Lesungen; im Englischen auf brilliant, excellent, virtuous, glorious, splendid, honourable u. a. (z. B. Birch, Gardiner, Griffith, Firth & Gunn etc.); im Französischen auf magnifique, brillant, lumineux, bien, esprit, avantage, auch profit, ,,où le soleil se lève'' etc. (Loret, Devéria, Lacau, Keimer, Zivie etc.). — im ganzen als Metapher der mystischen Verklärtheit im Bild des Toten (Lurker 1974). Entsprechend weitgespannt erweist sich damit das Spektrum der farblichen Wiedergabe dieser sinnbezogenen Vogelgestalt, von Gaillard (1933) in Anlehnung an Loret wie folgt formuliert: ,,Lorsque les artistes de l'ancienne Egypte ont voulu peindre des oiseaux très brillants, tels que certain Cormoran ou l'Ibis comata dont le plumage noir et vert sombre laisse voir des reflets bleus, verts ou rouge, les artistes selon l'intensité au faisceau lumineux qui éclairait ces oiseaux, n'ont pas hésité à les représenter ou complètement verts, ou complètement rouge", — d. h. daß er dem symbolischen ,,Ibis rouge" (Griffith 1898) einen ebenso symbolhaften ,,Ibis vert'' (Loret 1884/92) an die Seite stellte (vgl. W. Smith 1946, Farbtaf. B). Nahezu im gleichen Sinne äußerte sich der besonders versierte Zooarchäologe Keimer (1953): ,,La racine 3h a probablement le sens primaire de «briller»; l'hiéroglyphe 3h a la forme d'un oiseau particulièrement brillant, le *Comatibis eremita* . . . Le plumage de cet échassier contient en effet toutes les couleurs irisées de l'arc-en-ciel et c'est pour cela que les exemples détaillés de l'hiéroglyphe 3h imitant le *Comatibis eremita* ont parfois la couleur brune (brun foncé et brun clair), parfois verte, parfois bleue, parfois rouge, parfois en partie bleue, en partie rouge, mais les anciens artistes ne leur donnaient pas leur véritable couleur irisée, chatoyante, brillante.'' Auch Lacau (1954), Davies (1958) u. a. befaßten sich mit der so auffällig unterschiedlichen Wiedergabe des Waldrappgefieders, besonders was die schillernden Flügeldecken betrifft, in altägyptischer Zeit; in einigen Publikationen (Guilmant 1907, Davies 1954, Englund 1978) ist diese Problematik ziemlich drastisch angedeutet worden. Von Bedeutung hierbei ist nicht zuletzt, daß leuchtende Farben generell bevorzugt wurden, da sie als ein ,,symbol of full power'' und damit als Ausdruck einer gewissen Omnipotenz galten (H. Brunner & E. Brunner-Traut, Schüz in litt., cf. Schüz & König 1982). Gut vorstellbar scheint deshalb, daß aus solchem Grunde der Braune Sichler, wie erwähnt, minder angesehen war (und deshalb nicht mumifiziert wurde?). Wenn so: warum scheint auch der ,,glänzende'' Waldrapp nicht mumifiziert worden zu sein?. Zweifel müssen auch die schmalen Ibisköpfe mancher sogenannter Dämonendarstellungen (Abb. 18) erwecken: sollten sie auf den Sichler hinweisen?

Obwohl der Waldrapp demnach keinem der altägyptischen Großgötter so nahe stand wie, durch zahllose Darstellungen (Abb. 19) 7) immer wieder bekräftigt, der Heilige Ibis dem Thot oder der Falke den Horusgöttern, so kam ihm doch ein bedeutsamer mythisch-ritueller Rang zu. Zwar wurden ihm of-





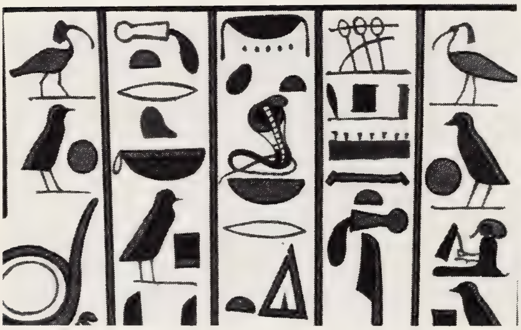


Abb. 18 (links oben): Sogenannte Dämonengruppe mit nackten Ibisköpfen, wahrscheinlich auf den Sichler bezogen. Bab-el-Meluk, Grabmal von Amenophis III.: Neues Reich, 18. Dynastie (1403—1365 v. Chr.); nach Lepsius (1849/59).

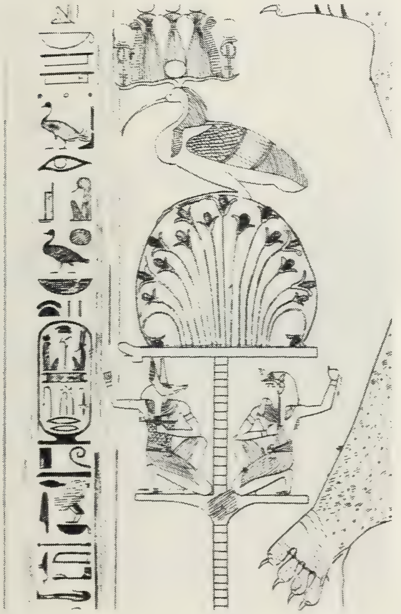
Abb. 19 (rechts): Ibisköpfige Thot-Darstellung mit deutlicher Strähnenperücke (Junker 1928). Abd-et-Qurna: Neues Reich, 18. Dynastie (um 1554—1305 v. Chr.); nach Lepsius et al. (1849/59).

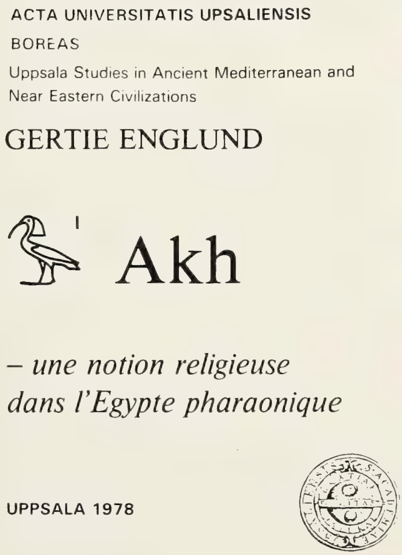
Abb. 20 (links unten): ,,Noub, la déesse d'or des Egyptiens''. Ausschnitt der Bildumrandung mit Waldrappen. Offenbar Mastaba des Priesters Amen-Hôtep: Neues Reich, 18. Dynastie (um 1400—1360 v. Chr.); nach Devéria (1896).

---

7) Anders als auf Abb. 6 trägt der Ibisgott Thot hier eine sog. ,,Strähnenperücke'', die einem Waldrappschopf nicht unähnlich scheint. Auch auf anderen Darstellungen, z. B. von Königen, hohen Beamten, vom Horusfalken-Gott u. a., kann man diese Perückenform (cf. z. B. Maspéro et al. 1912/15, Junker 1925) finden, — sehr zum Unterschied von solchen z. B. bei Champdor (1963). Sollte hier in den Vorstellungen der Maler eine allmähliche (stilbedingte?) Überschneidung eingetreten sein?

fenbar keine Tempel geweiht und wurde er weder in Gefangenschaft gehalten noch irgendwo gezüchtet — mit welchem Erfolg dies möglich ist, haben neuerdings Zoologische Gärten, zuerst im marokkanischen Casablanca, bald auch in Basel (Wackernagel 1964, Schenker 1976), Innsbruck, Duisburg, auf Jersey (Oliver 1979) usw. gezeigt —, auch weder geopfert noch mumifiziert, aber gleichwohl fehlt es nicht an Beweisen vielfältiger Wertschätzung. Erwähnt seien derart aussageträchtige Darstellungen wie z. B. jene, die durch Devéria (1896) (Abb. 20) und Guilmant (1907) (Abb. 21) bekannt geworden sind, dazu — wie aus Englunds Studie ,,Akh'' (1978) (Abb. 22) hervorgeht — die ungemein vielseitige Bedeutung und Nutzung dieser Waldrapphieroglyphe mitsamt ihren zahlreichen Determinativen für die damalige Begriffsbildung und Kommunikation. Und gewiß nicht zufällig hat Frankfort (1948) das Titelblatt seiner Untersuchung über die altägyptischen Religionen mit dem Bilde des Akh-Vogels geschmückt. In gewisser Hinsicht sehr bezeichnend sind auch Schmuckstücke wie die von Dunham (1946) (Abb. 23) und Gauthier-Laurent (1951) (Abb. 24) beschriebenen wertvollen Diademe, die wahrscheinlich von hochgestellten Frauen der damaligen Gesellschaft getragen wurden, — alles in





ACTA UNIVERSITATIS UPSALIENSIS
BOREAS
Uppsala Studies in Ancient Mediterranean and
Near Eastern Civilizations

GERTIE ENGLUND

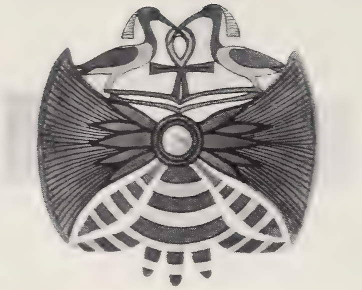
Akh

– *une notion religieuse*
dans l'Egypte pharaonique

UPPSALA 1978

Abb. 21 (links): Waldrapp auf in Wedelform stilisierten Lotosblüten (Posener 1960) sitzend. Symbolik des ,,Urhügels''? Neues Reich, 20. Dynastie, Ramses IX. (1137–1119 v. Chr.); nach Guilmant (1907).

Abb. 22 (rechts): Titelblatt von G. Englunds Studie über den Vogel Akh (Waldrapp-Hieroglyphe und ihre Determinativen). Uppsala 1978.



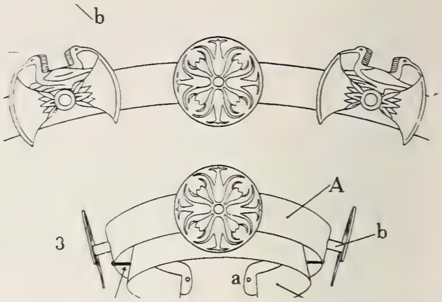


Abb. 23 (links): Ägyptisches Diadem mit Waldrappfiguren. Gizeh/Gîza: Altes Reich, 5. Dynastie (um 2450—2290 v. Chr.); nach Dunham (1946).

Abb. 24 (rechts): Diadem mit vier Waldrappfiguren: Kupfer vergoldet, ca. 60x3 cm; zentrale Rosette 8x2 cm mit Cornalin (rotem Chalzedon) -Kern und Lotosblüten. Gizeh/Gîza: Altes Reich, 4. Dynastie (um 2570—2450 v. Chr.); nach Gauthier-Laurent (1951).

allem zweifellos wichtige, wenn auch indirekte Beweise, daß diese Vogelart hier vor Jahrtausenden heimisch und geschätzt war. Unter tiergeographischem Aspekt dürfte, zumal bei den weithin ähnlichen ökologischen Voraussetzungen, die Vermutung naheliegen, daß *Geronticus eremita* vormals nahezu den gesamten nordafrikanischen Mittelmeerbereich, soweit lokal geeignet, besiedelt hat und erst allmählich in eine vormals sehr ansehnliche Westpopulation (Marokko/Algerien) und in eine noch vor wenigen Jahrzehnten stattliche Ostpopulation (Euphratgebiet, Syrien, vielleicht auch Yemen) auseinandergefallen ist, mit Libyen und Tunesien als fraglichen Zwischenräumen. Mit Moreau (1930) und Bodenheimer (1960: ,,The cliffs and ravines on the hills to both sides of the Nile are fit for the breeding of these birds from rocky hills and mountains which feed on insects, snails, lizards and serpents'') teile ich die Auffassung, daß am Nisten des Waldrapps in Altägypten nicht gezweifelt werden kann, auch wenn der Zeitraum seines Verschwindens unbekannt ist.

Um so schwerwiegender, daß nunmehr auch diese beiden Restpopulationen (Kumerloeve 1978, Hirsch 1980) — obwohl auf der ,,Roten Liste'' von IUCN/WWF stehend — nur mehr eine geringe Chance zum Überleben in freier Natur besitzen. Als meine Frau und ich Anfang Juni 1953 in der Brutkolonie von Birecik/oberer Euphrat rund 1300 Exemplare, darunter zahlreiche Jungibisse, zählten (Kumerloeve 1958, 1978), waren wir sehr beeindruckt von der respektvoll-gläubigen Einstellung der Bevölkerung zu ,,ihren Waldrappen'', — ein Verhältnis, das in mancher Hinsicht geradezu an jenes in Altägypten gegenüber dem Heiligen Ibis erinnern konnte. Anders als sonstige Vögel — abgesehen von Türken- und Palmtäubchen, Weißstorch, Schwalben und einigen Greifvögeln wie Geier, Milane und Falken — wurden damals die Waldrappen nicht verfolgt, sondern eher behütet, insofern z. B., als aus den

Nestern gefallene Jungvögel nach Möglichkeit in jene zurückgebracht (und nicht etwa verspeist!) wurden. Und als Danford (1879) seine Erstentdeckung dieses Brutplatzes durch wenige für das British Museum (Natural History) London zu sammelnde Belegstücke beweisen wollte, konnte er dies nur mit heimlicher Hilfe einiger Nichtmoslems erreichen. Ähnlich erging es zwei Jahre später dem Palästinaforscher Tristram mit diesen (wie er sie nannte) ,,semisacred birds''. Weder in Syrien noch in Marokko (Kumerloeve 1974) stießen wir auf Vergleichbares, wohl aber in Birecik, wo manche der ethnisch vielfältigen Bewohner den ,,Kelaynak'' in Verbindung zur Seelenwanderung brachten, d. h. auf Gedankengänge, die nach Wiedemann (1890) über altägyptische Glaubensinhalte hinausgehen. Erst durch mehr oder minder rüde Zivilisationseinbrüche ausländischer Provenienz, vornehmlich beim Bau der Euphratbrücke in den späten 1950er Jahren, wurde die altüberkommene Einstellung zugunsten ,,fortschrittlicher Entwicklung'' zurückgedrängt, was — offenbar im Zusammenhang mit Nahrungsverknappung und teilweise wohl auch Infizierung — die Brutkolonie immer stärker abnehmen ließ (Parslow 1974, Kumerloeve 1978, Hirsch 1978/80). Erfreulicherweise haben sich neuerdings auch türkische Naturschutzstellen und die Bireciker Stadtverwaltung für die Rettung dieser letzten Brutpopulation in Vorderasien eingesetzt — nur etwa 10—12 Paare versuchten sich in den letztvergangenen Jahren zu behaupten —, z. B. durch Neubelebung des früher traditionellen ,,Kelaynak festivali'' (Abb. 25) anläßlich der im Vorfrühling erfolgenden Rückkehr der ,,Glücks-

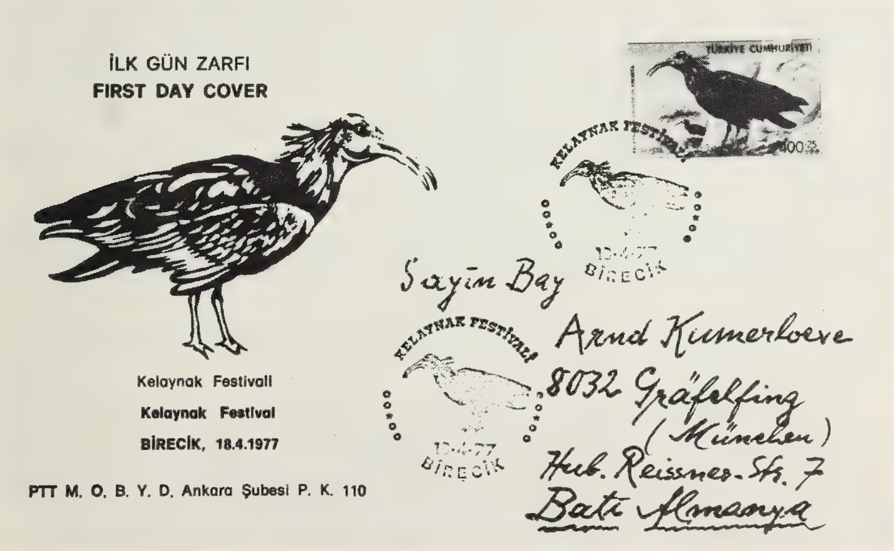
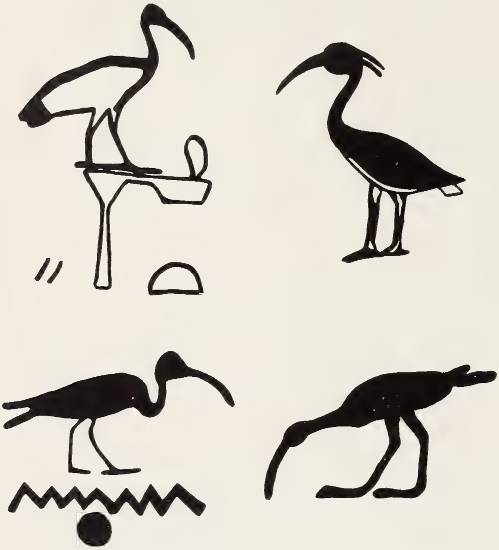

İLK GÜN ZARFI
FIRST DAY COVER
TÜRKIYE CUMHURIYETI
100
KELAYNAK FESTİVALİ
18-4-77
BİRECİK
Sayın Bay
Arnd Kumerloeve
8032 Gräfelfing
(München)
Hub. Reissner-Str. 7
Batı Almanya
Kelaynak Festivali
Kelaynak Festival
BİRECİK, 18.4.1977
PTT M. O. B. Y. D. Ankara Şubesi P. K. 110

Abb. 25: Türkische Sonderbriefmarke mit Sonderstempel anläßlich des ,,Kelaynak festivali'' 18. April 1977: Rückkehr der Waldrappen aus ihrem Winterquartier zum Brutfelsen in Birecik am Euphrat (Kumerloeve 1977).

bringer'' aus ihren (nur ungenügend bekannten) afrikanischen Winterquartieren. Da, wie erwähnt, die syrischen Nistplätze seit Jahrzehnten verwaist sind (Kumerloeve 1967/78, Hirsch 1980, Safriel 1980) und sich jene in Marokko in offenbar unaufhaltsamem Rückgang befinden (Hirsch 1974/77, Kumerloeve 1974), liegt die Gefahr nahe, daß der gesamte freilebende Waldrappbestand dem Schicksal seiner altägyptischen Artgenossen in absehbarer Zeit wird folgen müssen.



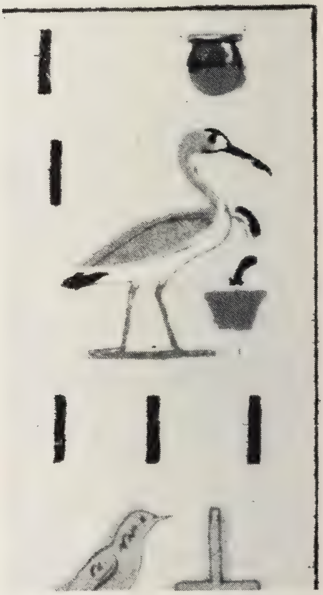


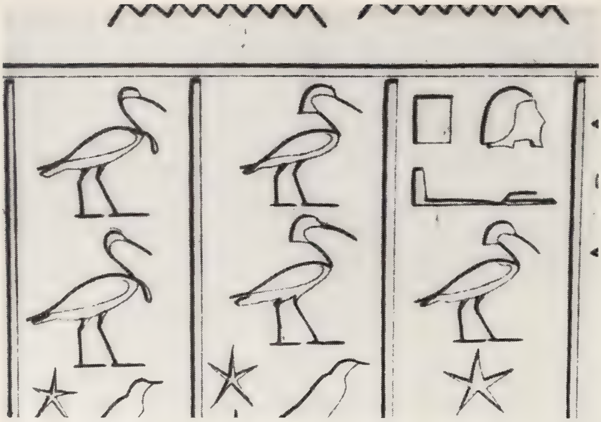
Abb. 26 (links): Zusammenstellung der den Heiligen Ibis (oben links), den Waldrapp (oben rechts) und den Braunen Sichler (unten) betreffenden Hieroglyphen (nach Keimer 1930).

Abb. 27 (rechts): Ibisfigur mit Brustklunker: offenbar den Klunkeribis (*Bostrychia carunculata*) darstellend. Bab-el-Meluk (Theben): Neues Reich, 19. Dynastie, Grab Sethos I. (1303—1290 v. Chr.); nach Lepsius et al. (1849/59). Im Original farbig.

Klunkeribis, *Bostrychia carunculata* (Rüppell, 1837), und weitere problematische Ciconiiformes

So gewiß die voranstehend behandelten drei Ibis-Species zur Avifauna Altägyptens gehörten — in Abb. 26 sind ihre Hieroglyphen nach Keimer (1930) zusammengestellt —, so ungeklärt blieb bisher, worauf sich Ibis-Darstellungen beziehen, die an der Ober- bzw. eher Mittelbrust eine auffallende, offenbar ganz oder teilweise aus Federn bestehende Klunker auszeichnet (Abb. 27). Keineswegs selten, aber auch nicht gerade häufig, legen sie die Frage nahe: Betreffen sie eine real-existente Art, die vormals in Ägypten vorgekommen ist? oder nur eine vorübergehende Stilmode? oder ein allzu lebhafter Phantasie bzw. mystischen Vorstellungen entsprungenes Fabelwesen? Bei Durchsicht eines umfänglichen Sammlungs- und Bildmaterials (z. B. bei Champollion le jeune, Rosellini, Lepsius, auch Belzoni 1822 etc.) lassen sich unschwer weitere ,,Klunkervögel'' nachweisen: viele kaum oder nicht identifizierbar, andere zwar mehr oder minder ähnlich Trappen, Hühnern und manchen Greifvögeln (u. a. Budge 1908/25, Badawi & Kees 1958), anscheinend auch Gänse- oder Entenartigen, vereinzelt sogar Kranichen und Störchen, aber im ganzen durch solche Klunker ebenso auffallend wie problematisch. Nur bei etlichen ,,Trappenartigen'' scheint dieses Anhängsel genügend kehlwärts plaziert (Borchardt 1928, Schüz 1966), aber es gibt keine Otidae mit solchem ,,Schmuck''. Theinhardts ,,Liste hieroglyphischer Typen'' vom Jahre 1875 führt 7 derartige ,,Klunkervögel'' auf, von denen er zwei für identifiziert hielt: nämlich den ,,ti'' als einen Greifvogel und einen ,,neh'' als Kranich. Letzteres erwies sich später als irrig, denn die Hieroglyphe ,,nh'' — 1931 war Chevrier bei einer Karnakgrabung auf sie aufmerksam geworden — wurde von Keimer (1938) und Davies (1940, cf. auch Helck 1962) eindeutig als solche des Perlhuhns *Numida meleagris* bestimmt. Bezeichnenderweise sitzt auch bei ihr die Klunker naturwidrig brustwärts und nicht, wie leicht nachprüfbar, kehlwärts. Die Hieroglyphe ,,ba'', nach Edel (1966) bisweilen auch ,,bi'' oder ,,bu'', soll sich nach Griffith (1896) von einem ,,Plover (species?)'', also von einem Charadriiden ableiten: ,,The root ba has the meaning of a soul in bird form; it was therefore probably at one time the name of an actual bird.'' In Erman & Grapows Wörterbuch von 1926/31 sind Klunkervögel-Hieroglyphen nach ihrer Bedeutung im Rahmen des Schrift- und Sprachgebrauchs, aber natürlich nicht nach zoologischer Herkunft zusammengestellt: in Band I z. B. auf pag. 410—432, 476—487 etc.; solche mit Ibisfiguren fehlen nahezu. Ähnlich verhält es sich in Budge's ,,Egyptian hieroglyphic Dictionary'' pag. 594—806.

Um so bemerkenswerter scheint, daß hier auf pag. 22—25 und ebenso bei Erman & Grapow pag. 13—18 die zahlreich angeführten Waldrapp-Hieroglyphen (sämtlich mit hängendem Schopf ähnlich Abb. 15) ausnahmlos keine Klunker besitzen und daß solche ebenso allen typischen Sichler-Hieroglyphen fehlen. Gleiches scheint auch für alle Bilddarstellungen zu gelten, die schon nach ihrer Statur oder nach ihrer Verwendung (z. B. in den ,,Königsringen'' der Tuthmosis-Pharaonen) nur den Heiligen Ibis oder den Waldrapp betreffen können. Sehr viel spricht deshalb dafür, daß es überhaupt keine eindeutigen Bilder bzw. Hieroglyphen der drei vorgenannten Ibisarten mit Klunker gibt, — unbezweifelbar (Abb. 28) aber solche, in denen z. B. Waldrappen einerseits und Ibisfiguren mit Klunker andererseits neben- oder miteinander vertreten sind, was bedeutet, daß sie einen unterschiedlichen Begriffsinhalt und damit auch einen verschiedenen Ursprung haben müssen! Die Folgerung, daß es sich beim Klunkerträger nicht um eine stilistische Abwandlung, sondern um die Hieroglyphe des Klunkeribis, Wattled Ibis, Ibis caronculé, *Bostrychia carunculata* (Rüppell, 1837) handelt, und daß demnach in Altägypten vier Ibis-



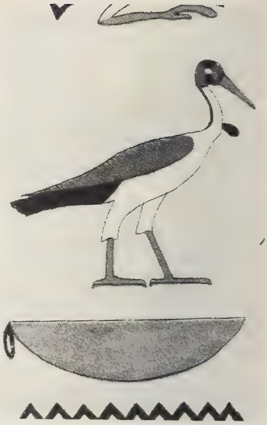


Abb. 28. (links): Hieroglyphen-Texte mit drei Waldrappen und zwei Klunkeribissen. Theben: Neues Reich, 19. Dynastie, Tempel Ramses II. (1290—1224 v. Chr.); nach Lepsius et al. (1849/59).

Abb. 29 (rechts): Darstellung (im Original farbig) des Klunkerkranichs (*Bugeranus carunculatus*): s. Schnabel, Beine! Saqqâra: Neues Reich, 26. Dynastie (664—525 v. Chr.); nach Lepsius et al. (1849/59).

arten mehr oder minder verbreitet bzw. heimisch waren, liegt damit nahe. Heutzutage ist das Brutvorkommen des Klunkeribis auf das äthiopische Hochland, d. h. auf ein unmittelbar angrenzendes Nachbargebiet Ägyptens beschränkt, — eine Landschaft, in der auch der stattliche Klunkerkranich, Wattled Crane, Grue caronculée, *Bugeranus carunculatus* (J.F. Gmelin, 1789), endemisch ist. Wenige altägyptische Darstellungen dieses Watvogels (Abb. 29), mit Saqqara als Fundort, lassen sehr aufmerken und machen wahrscheinlich, daß auch er vormals in Ägypten bzw. im altägyptischen Einflußbereich nicht fehlte[8]). Möglicherweise könnte solches — ebenfalls in Überschreitung unserer Ibis-Thematik — sogar für den Sattelstorch, Saddlebill-Stork, Jabiru du Sénégal, *Ephippiorhynchus senegalensis* (Shaw, 1800), gelten, auf den — leider meist unter dem mehrdeutigen Namen ,,Jabiru'' [9]) — bereits bei ,,Horapollon'' (4. Jh. n. Chr.) und neuerdings z. B. bei Gardiner (1927/57), Keimer (1930), v. d. Walle & Vergote (1943) sowie Helck (1975) hingewiesen wurde. Am Rande sollte auch der Nimmersatt-Storch, Yellowbilled Wood-Stork, Tantale ibis, *Mycteria ibis* (Linnaeus, 1766), erwähnt werden, der gelegentlich aus Ägypten genannt wird (Perrault 1733, Pococke 1791) und auch bildhaft überliefert ist (Boessneck 1981). Ein Hinweis Zivies (1980) übersieht, daß er nicht zu den Threskiornithidae, sondern zu den Ciconiidae gehört, — ein Mißverständnis, welches zeigt, wie bedeutsam zoologische Einsichten bei der Beurteilung archäologischer Materialien sein können.

---

[8]) Nach Boessneck (1981) muß als Durchzügler bzw. Wintergast auch der Nonnenkranich, Siberian White Crane, Grue blanche, *Grus leucogeranus* Pallas, 1773, in Altägypten vorgekommen sein. Bekanntlich wurde er als Zugvogel z. B. in Kleinasien nachgewiesen (Danford 1877/78, Kumerloeve 1961).

[9]) Der echte Jabiru, *Jabiru mycteria* (Lichtenstein, 1819), ist vom südlichen Mexiko bis Argentinien verbreitet (Wolters 1976). Das im ägyptologischen Schrifttum verbreitete Mißverständnis dürfte auf französische Namensgebung in alten Quellen zurückgehen.

Ibis-Skulpturen altägyptischer Herkunft

Nur kurz sei abschließend auf die zahlreichen altägyptischen Ibis-Skulpturen aus Bronze, Holz, Stein (Alabaster, Feuerstein), auch Fayence bzw. aus einer Kombination solchen Materials hingewiesen, mit denen sich u. a. v. Bissing (1914), Budge (1925), Gabra (1939), W.St. Smith (1946), Jéquier (1946), Vandier (1950), Keimer (1954), Roeder (1937/56), Woldering (1967/75), Yoyotte (1968), Buhl (1974) und Schneider & Raven (1981) befaßt haben. Auch Elfenbein-Figuren sind überliefert (Lenormant 1857 etc.). Scharff (1923) hob die Kennerschaft der Alten Ägypter auf dem Gebiete der Tierplastik und ihre „meisterliche Materialbehandlung" hervor. Daß solche am ehesten den Heiligen Ibis betraf, nimmt bei dessen hohem Stellenwert nicht wunder. Besonders Bronzeskulpturen dürften in größerer Anzahl in Museen, Instituten und im Privatbesitz erhalten sein. Abb. 30 zeigt ein wenig bekanntes Stück, das der 15. Dynastie, um 1650/1540 v. Chr., zuzuordnen ist (Louvre, Paris). Ob vom Braunen Sichler Skulpturen existieren bzw. erhalten geblieben sind — eindeutig z. B. durch den zum Boden gesenkten Schnabel (etwa ab 1300 v. Chr.,

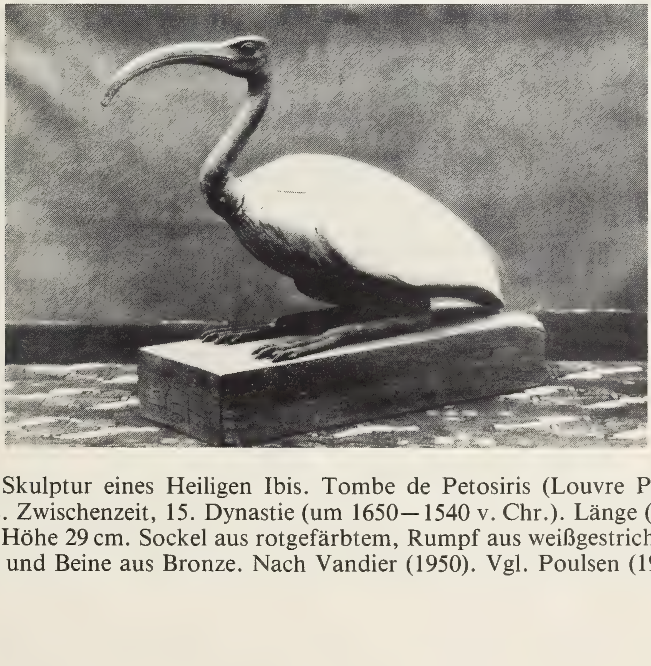


Abb. 30: Skulptur eines Heiligen Ibis. Tombe de Petosiris (Louvre Paris): wahrscheinlich 2. Zwischenzeit, 15. Dynastie (um 1650—1540 v. Chr.). Länge (incl. Schnabel) 47 cm, Höhe 29 cm. Sockel aus rotgefärbtem, Rumpf aus weißgestrichenem Holz; Kopf, Hals und Beine aus Bronze. Nach Vandier (1950). Vgl. Poulsen (1968).

Neues Reich) —, scheint ungewiß. Und offenbar sind bisher auch keine des Waldrapp (mit deutlichem Hinterkopf- und Nackenschopf!) bekannt geworden, — es sei denn, daß man die erwähnten Diademe aus Kupfer, Gold und Kristall (z. B. Gizâ um 2600/2300 v. Chr.) gelten läßt. Für eventuelle Hinweise oder sonstige Informationen wäre Verfasser sehr dankbar.

Obwohl geographisch außerhalb unseres Rahmens liegend, verdienen einige aus dem westafrikanischen Benin-Gebiet stammende Ibis-Bronzen (v. Luschan 1919) auch hier Beachtung. Sie stellen nämlich schopflose Ibisse mit einer deutlichen kehlwärts sitzenden Klunker dar (Schüz 1969, 1970). Ohne solches Anhängsel würde sie dieser Autor dem in Afrika weitverbreiteten Hagedasch, englisch Hadada Ibis, *Bostrychia hagedash* (Latham, 1790), zugeschrieben haben, aber zufolge dieser Klunker dürfte es sich — und das weist auf die altägyptischen Darstellungen hin — um *Bostrychia carunculata* (Rüppell, 1837) handeln. Und dies, obwohl es den Klunkeribis im westlichen Afrika nach bisheriger Kenntnis weder gibt noch gab. Sollte er vormals ungleich weiter verbreitet gewesen sein? — ein Problem, das Schüz unter Hinweis auf Änderungen des Montanbioms seit der Pluvialzeit abwägend erörtert hat. Und sollte damit die Annahme seines früheren (Brut-)Vorkommens in Altägypten eine überzeugendere Stütze finden können als allein durch ihn betreffende Bilder und Hieroglyphen?

Danksagung

Vorrangig dankbar bin ich Herrn Prof. Dr. E. Schüz (Ludwigsburg) für fruchtbaren Gedankenaustausch über Jahre, dem Ägyptologen-Ehepaar Prof. Dr. H. Brunner und Prof. Dr. E. Brunner-Traut (Tübingen), den Herren Prof. Dr. E. Edel (Bonn), Dr. D. Kessler (München) und Dr. L. Störk (Hamburg) für hilfreiche Beratung, sowie Prof. Dr. G. Nobis für freundliche Unterstützung meiner Arbeit am Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, und Förderung der Drucklegung dieses Beitrags. Für freundliche Arbeitserlaubnis im Münchner Institut für Ägyptologie nebst Staatl. Sammlung für Ägyptische Kunst danke ich den Direktoren Prof. Dr. W. Barta und Prof. Dr. D. Wildung. Ferner gilt mein aufrichtiger Dank den Herren Dr. M.L. Bierbrier (British Museum London), Prof. Dr. J. Boessneck (München), Präsident Dr. B. Bruun (New York), Leg.-Rat H. Deetjen (Bonn), Prof. Dr. W. Kaiser (Kairo), Prof. Dr. J.Ph. Lauer (Paris), Dr. M.J. Raven (Leiden), Dr. M. Siegling (Frankfurt/M.) und Dr. H.E. Wolters (Bonn), dazu Frau I. Kreiling (München) und Herrn E. Schmitz (Bonn) für technische Hilfe. Und nicht zuletzt möchte ich herzlich danken meiner lieben Frau Gertraude und meinem Sohn Dr. Arnd D. Kumerloeve (Bochum) für alle Unterstützung, die sie meiner vorliegenden Studie zuteil werden ließen.

Zusammenfassung

Im Rahmen des altägyptischen Tierkults (um 3500/3000 v. Chr. bis 400 A.D.) kommt drei dort vormals verbreiteten Ibisarten eine unterschiedliche Bedeutung zu. Als Symbol des Mondgottes Thot, des Erfinders der Hieroglyphenschrift, Schreibers beim Totengericht und Mittlers zwischen Mensch und Tier nahm der Heilige Ibis einen

hohen Rang ein, der sich allmählich mit größter Verehrung im gesamten Pharaonenreich verband. Besondere Tempelstätten waren ihm geweiht, und Hunderttausende dieser Ibisse wurden mumifiziert und oft in feierlicher Prozession beigesetzt. Beim Waldrapp ist Vergleichbares kaum bekannt geworden, obwohl auch er — was bisher ungenügend bekannt — als Symbol hochgeschätzter Eigenschaften (wie großartig, erhaben, verklärt u. ä.) verehrt wurde. Demgegenüber wurde der Braune Sichler als unscheinbar, schmutzig und gelegentlich auch als Totenvogel abgewertet. Wie aus Hieroglyphentexten und Bildern hervorgeht, gehörte auch der Klunkeribis zur Avifauna Altägyptens. Heutzutage sind sämtliche Arten verschwunden, vom gelegentlichen Vorkommen des Braunen Sichlers vielleicht abgesehen.

Summary

Within the ancient Egyptian cult of the animal (c. 3500/3000 B.C. until 400 A.D.) varying importance attaches to three species of ibis formerly common to that country. As a symbol of the moon god Thoth, the inventor of hieroglyphic writing, scribe at the judgement of the dead and mediator between man and animal, the Sacred Ibis enjoyed high standing, soon combined with the highest veneration throughout the entire pharaonic realm. Particular temple sites were dedicated to it, and hundreds of thousands of the birds were mummified; they were often interred after a solemn procession. There is no evidence of similar treatment of the Bald Ibis, although it, too — a fact not yet sufficiently realized — was venerated as symbolizing highly-prized qualities, such as majesty, nobility and blissfulness. In contrast, the Glossy Ibis was despised as ordinary, dirty and sometimes even as a bird of death. Hieroglyphic texts and pictures also show that the Wattled Ibis was also indigenous to Ancient Egypt. Nowadays, all species have disappeared from the area with the possible exception of an occasional Glossy Ibis.

Résumé

Dans le contexte du culte rendu aux animaux dans l'Egypte ancienne (de 3500 à 3000 avant notre ère jusqu'à l'an 400 après Jésus-Christ), trois espèces d'ibis largement répandues alors dans ce pays revêtent une importance à des titres divers. Symbole de la divinité lunaire Thot, inventeur de l'écriture hiéroglyphique, scribe auprès du tribunal des morts et médiateur entre l'homme et l'animal, l'Ibis Sacré fut élevé à la plus grande dignité et fut progressivement entouré de la plus grande vénération dans l'ensemble de l'empire pharaonique. Des temples entiers lui furent voués, et des centaines de milliers de ces ibis furent momifiés et souvent enterrés dans des processions solennelles. On n'a pas connaissance que l'Ibis Chauve ait été l'objet d'un culte comparable, bien que lui aussi — ce qu'on ignore trop souvent jusqu'ici — fut célébré comme porteur de qualités tenues en haute estime (il était considéré entre autres comme magnifique, sublime, radieux). L'Ibis Falcinelle, à l'opposé, était tenu en piètre estime, on lui reprochait d'être dénué d'apparance, sale, et on en faisait même parfois un oiseau de mort. Comme il ressort des textes écrits en hiéroglyphes et des oeuvres picturales, l'Ibis Caronculé faisait partie, lui aussi, de l'avifaune de l'Egypte ancienne. De nos jours, toutes les espèces d'ibis ont disparu, si l'on fait abstraction de la présence occasionnelle de l'Ibis Falcinelle.

Schrifttum (Auswahl)

Adams, B. (1969): Birds and the pharaohs. — Birds of the world 4, 41: 1134—1139. London.

Alpinus, P. (1584, 1735): Historiae Aegypti naturalis. — Lugduni (Leiden).

Archibald, G., S.D.H. Lantis & L.R. Lantis (1980): Endangered ibises and their future in the wild and captivity. — Int. Zoo Yb. 20: 6—17.

Arndt, H. (Hrsg.) (1948): Vivant Denon: Mit Napoleon in Ägypten 1798/99. — Tübingen.

Arnett, W.S. (1973): The predynastic origin of Egyptian hieroglyphs. — Ohio State Univ., Microfilm Internat. (s. S. 91).

Badawi, A., & H. Kees (1958): Handwörterbuch der ägyptischen Sprache. — Kairo.

Beckerath, J. von (1971): Abriß der Geschichte des alten Ägyptens. — München.

Behrens, H. (1963): Neolithisch-frühmetallzeitliche Tierskelettfunde aus dem Nilgebiet und ihre religionsgeschichtliche Bedeutung. — Z. ägypt. Sprache 88: 75—83.

Belon, P. (1553): Les observations de plusieurs Singularitez et choses mémorables, trouvées en Grèce, Asie, Judée, Egypte, Arabie et autres pays estranges. — Anvers.

Belzoni, G. (1821): Narrative of the operations and recent discoveries within the pyramids, temples, tombs and excavations in Egypt and Nubia. — London.

— (1822): Plates, illustrative of the researches and operations in Egypt and Nubia. — London.

Birch, S. (1864/65): On sepulchral figures. — Z. ägypt. Sprache 2: 89—96, 103—105; 3: 20—22.

Bissing, F.W. Frh. von (1898): Les origines de l'Egypte. — Anthropol. 9: 1—27.

— (1914): Denkmäler zur Geschichte der Kunst Amenophis IV. — Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss. München, Phil.-hist. Kl. 1914: 1—18.

— (1914): Denkmäler ägyptischer Skulptur. — München.

— (1940): Ägyptische und ägyptisierende Alabastergefäße aus den deutschen Ausgrabungen in Assur. I. — Z. Assyriol. N.F. 12: 149—182.

— (1941): Der Fußboden aus dem Palast des Königs Amenophis IV. zu El Hawata im Museum zu Kairo. — München.

Blumenbach, J.F. (1782): Handbuch der Naturgeschichte. — Göttingen.

— (1794): Observations on some Egyptian mummies opened in London. — Philos. Trans. Royal Soc. 84: 177—195.

Boas, G. (1950): The hieroglyphics of Horapollo. — New York.

Bodenheimer, F.S. (1960): Animal and man in bible lands. — Leiden.

Boessneck, J. (1953): Die Haustiere in Altägypten. — Veröff. Zool. Staatssamml. München 3: 1—51.

— (1956): Eine Darstellung des Kranichfangs und ihre Deutung für die Haltung des Kranichs im alten Ägypten. — Tierärztl. Umschau 11, 6: 222—225.

— (1960): Zur Gänsehaltung im alten Ägypten. — Wien. tierärztl. Mschr. 47 Suppl. Festschr. Schreiber: 192—206.

— (1981): Gemeinsame Anliegen von Ägyptologie und Zoologie aus der Sicht des Zooarchäologen. — München.

Borchardt, L. (1928): Ein Bildhauermodell aus dem frühen Alten Reich. — Ann. Serv. Antiqu. Egypte 28: 43—50.

Boussac, H. (1908/09): Identification de quelques oiseaux représentés sur les monuments pharaoniques. — Naturaliste (Paris) 30/31: 50 S.

Boylan, P. (1922): Thoth, the Hermes of Egypt. — London.

Brémond, G. (1679): Voyage en Egypte [1643—1645]. — Roma.

Brentjes, B. (1962): Nutz- und Hausvögel im Alten Orient. — Wiss. Z. Univ. Halle-Wittenberg 11, 6: 635—702.

— (1965): Der geschichtliche Tierweltwechsel in Vorderasien und Nordafrika in altertumskundlicher Sicht. — Säugetierkdl. Mitt. 13: 101—109.

British Museum (1938): A Handbook to the Egyptian mummies and coffins in the British Museum. — London.

Brown, E. (1739): The travels and adventures of Edward Brown [1673—1674]. —

London.

Bruce of Kinnaird, J. (1790): Travels to discover the source of the Nile in the years 1768, 1769, 1770, 1771, 1772 and 1773. — London.

Brugsch, H. (1872): Hieroglyphische Grammatik. Grammaire hiéroglyphique. — Leipzig.

Brunner, H. (1965): Hieroglyphische Chrestomathie. — Wiesbaden.

Brunner-Traut, E. (1951): Tierbilder im Alten Orient. — Aus der Heimat 59: 181—187.

— (1952): Gab es eine Naturwissenschaft bei den Alten Ägyptern? — ibid. 60: 44—48.

Bruyn, C. de (1698): Reizen door de vermaardste Deelen van Kleinasien . . . mitsgaders de voornaamste Steden van Aegypten, Syrien en Palestina. — Delft.

Budge, E.A.W. (1908): An account of the sarcophages of Seti I., king of Egypt, b.C.1370. — London.

— (1925): The Mummy. A handbook of Egypt funerary archaeology. — Cambridge.

— (o.J.): An Egyptian hieroglyphic dictionary, with an index of English words. — New York.

Buhl, M.-L. (1974): A hundred masterpieces from the ancient Near East. — Kopenhagen.

Capart, J. (1900): Pourquoi les Egyptiens faisaient des momies? — Bruxelles (Univ. Syllabus de Cours): 1—19.

— (1913): Le totémisme égyptien. — Semaine d'Ethnol. relig. Paris C. R. 1: 274—278.

— (1939): Bulletin critique des religions de l'Egypte, 1904—1909. — Leiden.

Caylus, A.Cl.Ph. Comte de (1761/64): Recueil d'Antiquités. Première partie: des Egyptiens. — Paris.

Champdor, A. (1963): Le Livre des Morts. — Paris.

— & M. Lurker (1977): Das ägyptische Totenbuch in Bild und Deutung. — Bern.

Champollion le jeune, J.F. (1835/45): Monuments de l'Egypte et de la Nubie. — Paris.

Champollion-Figeac, J.J. (1839): Egypte ancienne. — Paris.

Chaulnes, Duc de, M.I.L. d'Albert d'Ailly (1783): Mémoire sur la véritable entrée du monument égyptien. — Rome.

Chevrier, H. (1931): Rapport sur les travaux de Karnak (1930—1931). — Ann. Serv. Antiqu. Egypte 31: 81—97.

Coppin, R.P.J. (1720): Relation des voyages faits dans la Turquie, la Thebaide et la Barbarie. — Lyon.

Cuvier, G. (1804): Mémoire sur l'Ibis des anciens Egyptiens. — Ann. Mus. Hist. natur. Paris 4: 116—135.

— (1817): Règne Animal I. — Paris.

Danford, C.G. (1877/78): A contribution to the ornithology of Asia Minor. — Ibis (IV) 1: 261—274; 2: 1—35.

Dapper, O. (1670): Umbständliche und Eigentliche Beschreibung von Africa und den darzu gehörigen Königreichen und Landschaften als Egypten/Barbarien/Lybien/ . . .(etc.). — Amsterdam.

David, A.R., et al. (1979): The Manchester Museum mummy project. — Manchester.

Davies, N.M. (1940): Some notes on the NH-bird. — J. Egypt. Archaeol. 26: 79—81. [betr. *Numida meleagris*].

— (1954): La peinture égyptienne ancienne. — Paris.

— (1958): Egyptian tomb paintings. — London.

— (1958): Picture writing in ancient Egypt. — London.

— & A.H. Gardiner (1936): Ancient Egyptian paintings. — Chicago.

Delaunay, P. (1963): La zoologie au seizième siècle. — Paris.

Della Valle, P. (1674): Reiß-Beschreibung in unterschiedliche Theile der Welt. I. — Genff.

Denon, D.V. Baron de (1803): Voyage dans la Basse et la Haute Egypte pendant les campagnes du général Bonaparte. — Paris.

Devéria, Th. (1896): Noub, la déesse d'or des Egyptiens. — In: Maspéro, G. (Edit.): Biblioth. Egyptol. 4: Mémoirs et fragments 1—18.

Dunham, D. (1946): An Egyptian diadem of the old Kingdom. — Bull. Mus. Fine Arts Boston 44, 255: 23—29.

Edel, E. (1955, 1964): Altägyptische Grammatik. — Roma.

— (1961, 1963): Zu den Inschriften auf den Jahreszeitenreliefs der ,,Weltkammer'' aus dem Sonnenheiligtum des Niuserre (um 2400 v. Chr.). I. II. — Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Phil.-hist. Kl. 1961 Nr. 8: 209—255; 1963 Nr. 4/5: 87—217.

— & St. Wenig (1974): Die Jahreszeitenreliefs. — Berlin.

Edwards, G. (1743/51): A natural history of uncommon birds and of some other rare and undescribed animals. — London.

— (1758/64): Gleanings of natural history. — London.

Emery, W.B. (1965): Preliminary report on the excavations at north Saqqâra 1964—65. — J. Egypt. Archaeol. 51: 3—8.

Englund, G. (1978): Akh — une notion religieuse dans l'Egypte pharaonique. — Boreas (Uppsala) 11: 1—227.

Erman, A. (1929): Ägyptische Grammatik. — Berlin.

— (1934): Die Religion der Ägypter. — Berlin.

— & H. Grapow (1926/31): Wörterbuch der ägyptischen Sprache. — Leipzig.

Etchécopar, R.D., & F. Hüe (1964): Les oiseaux du nord de l'Afrique. — Paris.

Fauvel, R. (1631): Fin du voyage au Sinai et en Egypte. — Paris.

Fendrich, W. (1972): Kelaylaklar. — Türkiyemiz (Istanbul) 3: 22—26.

Firth, C.M., & B. Gunn (1926): Excavations at Saqqara. Teti Pyramid cemeteries. — Le Caire.

Fischer, H. (1960): Die Geburt der Hochkultur in Ägypten und Mesopotamien. — Stuttgart.

Frankfort, H. (1948): Ancient Egyptian religions. — New York.

Gabra, S. (1939): Fouilles de l'Université ,,Fouad el Awal'' à Touna el-Gebel (Hermoupolis ouest). — Ann. Serv. Antiqu. Egypte 39: 483—496.

— & E. Drioton (1954): Peintures à fresques et scènes peintes à Hermoupolis ouest (Touna el-Gebel). — Le Caire.

Gaillard, C. (1934): Identification de l'oiseau Amâ. — Arch. Mus. Hist. natur. Lyon 14, 2: 1—17. [betr. *Ixobrychus minutus*].

— (1934): Contribution à l'étude de la faune préhistorique de l'Egypte. — ibid. 14, 3: 1—126.

— & G. Daressy (1905): La faune momifiée de l'antique Egypte. Catalogue général Mus. Antiqu. du Caire. — Le Caire.

Gannal, J.N. (1838): Histoire des embauméments et de la préparation des pièces d'anatomie normale, d'anatomie pathologique et d'histoire naturelle. — Paris.

Gardiner, A.H. (1927/57): Egyptian Grammar. — London.

Gauthier, H. (1907): Le Livre des Rois d'Egypte. — Le Caire.

Gauthier-Laurent, M. (1951): Couronne d'orfévrerie à bandeau de soutien. — Rev. Egypte 8: 79—90.

Gennep, A. van (1920): L'état actuel de problème totémique. — Paris.

Gessner, C. (1555): Historiae Animalium Lib. III. — Tiguri.

Gonzales, A. (1673): Voyage à Jerusalem, . . . (etc.). — Anvers. cf. Libois.

Griffith, F.Ll. (1896): Beni Hasan. III. Archaeol. Survey Egypt. — London.

— (1898): A collection of hieroglyphs. — London.

— (1909): Herodotus II/90. Apotheosis by drowning. — Z. ägypt. Sprache Altertumskde 46: 132—134.

— (1951): The decipherment of the hieroglyphs. — London.

— & P.E. Newberry (1895): El Bersheh. II. Archaeol. Survey Egypt. — London.

Grimm, G. (1975): Tuna el-Gebel 1913—1973. — Mitt. Dt. Archäol. Inst. Abt. Kairo 31, 1/2: 221—236.

Guilmant, F. (1907): Le tombeau de Ramsès IX. — Mém. Inst. franç. Archéol. Orient. du Caire 15: Taf. 1—96.

Hartert, E., & F.C.R. Jourdain (1923): The hitherto known birds of Marocco. — Novit. zool. 30: 91—146.

Heim de Balsac, H., & N. Mayaud (1962): Les oiseaux du nord-ouest de l'Afrique. — Paris.

Helck, W. (1962): Die Beziehungen Ägyptens zu Vorderasien im 3. und 2. Jahrtausend v. Chr. — Wiesbaden (2. Aufl. 1971).

— (1963): Materialien zur Wirtschaftsgeschichte des Neuen Reiches. Teil III. — Mainz.

— (1968): Jagd und Wild im alten Vorderasien. — Hamburg.

— (1974): Die altägyptischen Gaue. — Wiesbaden.

— (1975): Wirtschaftsgeschichte des Alten Ägyptens im 3. und 2. Jahrtausend v. Chr. — Leiden.

Hemprich, F.G., & C.G. Ehrenberg (1828/29): Symbolae physicae. — Berlin.

Herodot (5. Jh. v. Chr.) s. Lenz (1856), Wiedemann (1890), O. Keller (1909/13), Spiegelberg (1926), W. Keller (1972).

Heuglin, Th. v. (1873): Ornithologie Nordost-Afrikas. Bd. II. — Cassel.

Hirsch, U. (1975): Birecik helps the Bald Ibis. — World Cons. Yb. 70—75.

— (1976): Beobachtungen am Waldrapp *Geronticus eremita* in Marokko (etc.). — Ornith. Beob. 73: 225—235.

— (1978): Artificial nestledges for Bald Ibises. — In: Endangered birds, 61—69. — University of Wisconsin Press.

— (1979): Studies of West Palearctic birds. 183: Bald Ibis. — Brit. Birds 72: 313—325.

— (1980): Der Waldrapp *Geronticus eremita*, ein Beitrag zur Situation in seinem östlichen Verbreitungsgebiet. — Vogelwelt 101, 6: 219—236.

— & A. Schenker (1977): Der Waldrapp (*Geronticus eremita*). — Z. Kölner Zoo 20: 3—11.

Holwerda, A.E.J., P.A.A. Boeser & J.H. Holwerda (1905/08): Beschreibung der ägyptischen Sammlung des Niederländischen Reichsmuseums der Altertümer in Leiden. Die Denkmäler des Alten Reichs. — Leiden.

Hommel, F. (1926): Ethnologie und Geographie des Alten Orients. — München.

Hopfner, Th. (1913): Der Tierkult der Alten Ägypter, nach den griechisch-römischen Berichten und den wichtigsten Denkmälern. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Phil.-hist. Kl. 57, 2: 1—201.

,,Horapollon von Nilopolis'' (4. Jh. n.Chr.) s. Roeder (1913), v.d. Walle & Vergote (1943), Keimer (1947), Janssen et al. (1947), Boas (1950).

Hornung, E. (1967): Die Bedeutung des Tieres im alten Ägypten. — Studium generale 20: 69—84.

— (1971): Das Grab des Haremhab im Tal der Könige. — Bern.

— (1973): Bedeutung und Wirklichkeit des Bildes im alten Ägypten. — Basel.

Iversen, E. (1961): The myths of Egypt and its hieroglyphs in European tradition. — Copenhagen.

— & Y. Shibata (1975): Canon and proportions in Egyptian art. — Warminster (Britain).

Janssen, J.M.A. (1949): Opmerkingen over de Dierenverering in het Oude Egypte. — Ann. Thijmgenootschap 37: 295.

—, B.v.d. Walle & J. Vergote (1947): Compléments au Commentaire des Hieroglyphica d'Horapollon. — Chronique d'Egypte 22: 251—260.

Jéquier, G. (1913): L'art décoratif dans l'antiquité. Décoration égyptienne. — Paris.

— (1913): Histoire de la civilisation égyptienne des origines à la conquête d'Alexandre. — Paris.

— (1921): Les frises d'objets des sarcophages du Moyen Empire. — Mém. Inst. franç. Archéol. Orient. du Caire 47: 1—370.

— (1946): Considérations sur les religions égyptiennes. — Neuchâtel.

Jomard, E. (1809): Momies d'animaux. Description de l'Egypte 1/IX. — Paris.

Junker, H. (1928): Die Kultkammer des Prinzen Kanjnjswt. — Wien.

— (1949): Pyramidenzeit. — Zürich.

— (1953): Gîza XI. Der Friedhof südlich der Cheopspyramide-Ostteil. — Wien.

Juvenal, D.J.J. (1./2. Jh.n.Chr.) s. Lenz (1856), Hopfner (1913), Roeder (1960), Montet (1975).

Kaiser, W. (1964): Einige Bemerkungen zur ägyptischen Frühzeit. III. — Z. ägypt. Sprache 91: 86—125.

Kees, H. (1933): Kulturgeschichte des Alten Orients. I. Ägypten. — München.

— (1942): Bemerkungen zum Tieropfer der Ägypter und seiner Symbolik. — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1942: 71—88.

— (1956): Der Götterglaube im Alten Ägypten. — Berlin (2. Aufl.).

— (1956): Totenglauben und Jenseitsvorstellungen der Alten Ägypter. — Berlin (2. Aufl.).

Keimer, L. (1927): Von der Bedeutung der Naturwissenschaften für die Ägyptologie und umgekehrt. — Arch. Geschichte Math. Naturwiss. Technik 10: 87—102.

— (1930): Quelques hiéroglyphes représentant des oiseaux. — Ann. Serv. Antiqu. Egypte 30: 1—26.

— (1938): Sur l'identification de l'hiéroglyphe Nh. — ibid. 38: 251—263, 689—690. [betr. *Numida meleagris*].

— (1947): Interprétation de quelques passages d'Horapollon. — ibid. Suppl. 5: 1—54.

— (1953): Les limites de l'observation naturaliste dans quelques représentations animales de l'Egypte antique. — Ann. Fac. Lettres Univ. Ibrahim 2: 121—134.

— (1954): Interprétation de plusieurs représentations anciennes d'Ibis. — Chronique d'Egypte 29, 58: 237—250.

Keller, O. (1909, 1913): Die antike Tierwelt. — Leipzig.

Keller, W. (1972): Da aber staunte Herodot. — Zürich.

Kircher, G. (1969): Zum Keimer-Nachlaß im DAI Kairo. — Mitt. Dt. Archäol. Inst. Abt. Kairo 25: 33—48.

Klebs, L. (1915): Die Reliefs des Alten Reiches (2980—2475 v. Chr.). — Abh. Akad. Wiss. Heidelberg, Phil.-hist.Kl. 3: 1—150.

— (1922): Die Reliefs und Malereien des Mittleren Reiches (VII.—XVII. Dynastie, ca. 2475—1580 v. Chr.). — ibid. 6: 1—196.

— (1934): Die Reliefs und Malereien des Neuen Reiches (XVIII.—XX. Dynastie, ca. 1580—1100 v. Chr.). — ibid. 9: 1—273.

Koenig, A. (1926/28): Die Watvögel ,,Grallatores'' Aegyptens. — Jl. Ornith. Sonderhefte 74, 76.

Kötting, B. (1964): Tier und Heiligtum. — Mullus (Festschr. Th. Klausen): 209—214.

Kuentz, Ch. (1920): Autour d'une conception égyptienne méconnue: l'Akhit ou soidisant horizon. — Bull. Inst. franç. Archéol. Orient. 17: 121—190.

Kumerloeve, H. (1958): Von der Kolonie des Waldrapps, *Geronticus eremita* (L.), bei Birecik am Euphrat. — Beitr. Vogelkde 6: 189—202.

— (1961): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens. — Bonn. zool. Beitr. 12, Sonderheft: 1—319.

— (1962): Zur Geschichte der Waldrapp-Kolonie in Birecik am oberen Euphrat. — Jl. Ornith. 103: 389—398.

— (1967): Nouvelles données sur la situation de la colonie d'Ibis chevelus à Birecik sur l'Euphrate (Turquie). — Alauda 35: 194—202.

— (1967): Recherches sur l'avifaune de la République arabe syrienne. Pt. I. — ibid. 35: 243—266.

— (1972): Vom Waldrapp *Geronticus eremita* (L., 1758). Einige Bemerkungen zu seiner Entdeckungsgeschichte. — Jb. Ver. Schutz Alpenpfl. -tiere 37: 19—24.

— (1978): Waldrapp, *Geronticus eremita* (Linnaeus, 1758), und Glattnackenrapp, *Geronticus calvus* (Boddaert, 1783): zur Geschichte ihrer Erforschung und zur gegenwärtigen Bestandssituation. — Ann. Naturhist. Mus. Wien 81: 319—349.

Lacau, P. (1904/06): Sarcophages antérieurs au Nouvel Empire. I. II. — Le Caire.

Langguth, G.A. (1802): Eine kurze Beschreibung der naturhistorischen, öconomischen, physischen und medicinischen Sammlung. — Wittenberg.

— (1803): De mumiis avium in labyrintho apud Sacaram re. — Wittenberg.

Lankester, R. (1910): Science from an easy chair. — London.

Lanzone, R.V. (1886): Dizinario di mitologica egizia. — Torino.

— (1896): Les Papyrus du Lac Moeris. — Turin.

Lauer, J.-Ph. (1972): Mission archéologique de Saqqarah. — Le Caire.

— (1976): Saqqâra. The royal cemetery of Memphis. — London.

— & Z. Iskander (1955): Données nouvelles sur la momification dans l'Egypte ancienne. — Ann. Serv. Antiqu. Egypte 53: 167—194.

— & J. Leclant (1976): Saqqâra. — London.

Lauffray, J. (1979): Karnak d'Egypte, domaine du Divin. — Paris.

Leca, A.-P. (1976): Les Momies. Chap. VIII: Momies animales. — Paris.

Leclant, J. (1965): Recherches sur les monuments thébaines de la XXV^{e} dynastie, dite «éthiopienne». — Inst. franç. Archéol. Orient. 36: 1—501.

Ledant, J.-R., et al. (1981): Mise à jour de l'avifaune algérienne. — Gerfaut 71, 3: 295—398.

Lenormant, F. (1857): Catalogue d'une collection d'antiquités égyptiennes. — Paris.

— (1867): Collection A. Raifé. Antiquités. — Paris.

— (1874): Les premières civilisations. — Paris.

Lenz, H.O. (1856): Zoologie der Alten Griechen und Römer. — Gotha.

Lepsius, R. (Hrsg.) et al. (1849 folg.): Denkmäler aus Ägypten und Äthiopien. — Berlin.

— (1858): Königsbuch der Alten Ägypter. I. II. — Berlin.

Libois, Ch. (1977): Voyage en Egypte du Père Antonius Gonzales 1665—1666. — Le Caire.

Lithgow, W. (1632): The totall discourse of the rare adventures and painefull peregrinations of long nineteene years . . . (etc.). — London.

Loat, W.L.S. (1914): The Ibis cemetery at Abydos. — Jl. Egypt. Archaeol. 1: 40.

Loche, V. (1867): Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842. Histoire naturelle des oiseaux. II. — Paris.

Loret, V. (fide Gaillard 1934): Mastaba d'Akh-hotep. — Paris.

— (1889): Manuel de la langue égyptienne. — Paris.

— (1892): Notes sur la faune pharaonique. — Z. ägypt. Sprache 30: 24—30.

— (1906): L'Egypte au temps du totémisme. — Bibl. Vulgar. Mus. Guimet, Paris 19: 1—71.

Lortet, L. (1905): Les momies animales de l'ancienne Egypte. — Rev. Deux Mondes 27: 368—390.

— & C. Gaillard (1903/09): La faune momifiée de l'ancienne Egypte. I. II. III. — Arch. Mus. Hist. natur. Lyon 8: 1—200, 9: 1—105, 10: 1—325.

— & — (1903): Les oiseaux momifiés de l'ancienne Egypte. — C.R. Acad. Sci. Paris 133: 854—857.

Lurker, M. (1974): Götter und Symbole der Alten Ägypter. — Bern.

Luschan, F.v. (1919): Die Altertümer von Benin. — Veröff. Mus. Völkerkde Berlin 8: 1—522; Tafelband I, Taf. 45 ,,Ibisvögel''.

Malherbe, A. (1855): Faune ornithologique de l'Algérie. — Bull. Soc. Hist. natur. Moselle 7: 5—44.
Mariette, A. (1882/89): Les Mastaba de l'Ancien Empire. — Paris.
Maspéro, G. (1885): Trois années de fouilles. — Mém. Mission archéol. franç. 1885: 132—242.
— (1912 folg.): Guide du visiteur au Musée du Caire. — Le Caire.
—, Th.M. Davies & G. Daressy (1912): The tombs of king Harmhabi and Touatânkhamanou. — London.
Mayaud, N. (1982): Les oiseaux du nord-ouest de l'Afrique. Notes complémentaires. II. — Alauda 50, 2: 114—145.
Meinertzhagen, R. (1930): Nicoll's Birds of Egypt. — London.
Meininger, P.L., & W.C. Mullié (1981): Preliminary list of the birds of Egypt. — The Holy Land Conserv. Fund, New York (B. Bruun): 1—9.
Moncomys, B. de (1677): Journal des voyages de Monsieur de Moncomys. — Paris.
Montet, P. (1975): Das Alte Ägypten. — Essen.
Moodie, R.L. (1931): Roentgenologic studies of Egyptian and Peruvian mummies. Appendix: Mummified animals. — Chicago Field Mus. natur. Hist. Anthropol. Mem. 3: 1—66.
Moreau, R.E. (1927): Birds in Ancient Egypt. — The XIX^th^ Century and after 102: 500—507.
— (1930): The birds of Ancient Egypt. — In: Meinertzhagen, R.: Nicoll's Birds of Egypt, vol. I, chapt. 3, 58—77. — London.
— (1966): The bird faunas of Africa and its islands. — London & New York.
Moret, A. (1902): Le rituel du culte divin journalier en Egypte. — Ann. Mus. Guimet, Paris 14: 1—288.
— (1923): Mystères égyptiens. — ibid. 37: 1—105.
— (1926): Le Nil et la civilisation égyptienne. — Paris.
Morgan, J. de (1897): Carte de la nécropole memphite Dahchour, Sakkarah, Abou Sir. — Le Caire.
Morison, A. (1704): Relation historique d'un voyage nouvellement fait au Mont Sinai et à Jerusalem. — Toul.
Müller, H.-H. (1971/81): Bibliographie zur Archäo-Zoologie und Geschichte der Haustiere. — Berlin.
Nagel, G. (1943): Le dieu Thoth, d'après les textes égyptiens. — Eranos-Jb. Zürich 1942: 109—140.
Naville, E. (1901): The temple of Deir el-Bahari. IV. — London.
— (1912/14): Papyrus funéraires de la XXI^e^ Dynastie au Musée du Caire. I. II. — Paris.
— (1914): Le papyrus hiératique de Katseshni au Musée du Caire. — Le Caire.
Newberry, P.E. (1893): Beni Hasan. I. Archaeol. Survey Egypt. — London.
— (1895): El Bersheh. I. The tomb of Tehuti-Hetep. ibid. — London.
— & G.W. Fraser (1894): Beni Hasan. II. Archaeol. Survey Egypt. — London.
Nicoll, M. (1919): Hand list of the birds of Egypt. — Cairo.
Northampton, the Marquis of, W. Spiegelberg & P.E. Newberry (1908): Report on some excavations in the Theban necropolis during the winter of 1898—9. — London.
Oliver, W.L.R. (1979): Observations on the reproductive behaviour of a captive colony of Bare-faced Ibis *Geronticus eremita*. — Dodo (Jl. Jersey Wildlife Preserv. Trust) 16: 11—35.
Otto, E. (1942): Die beiden vogelgestaltigen Seelenvorstellungen der Ägypter. — Z. ägypt. Sprache Altertumskde 77: 78—91.
Pace, M.M. (1974): Wrapped for eternity. The story of the Egyptian mummy. — New York.

Palerne „Forésien", J. (16. Jh.): Peregrinations ... singularités & antiquités ... Egypte, Arabie, Terre saincte, Surie, Natolie, Grèce. — cf. S. Sauneron 1970.

Pallary, P. (1926): Notice biographique sur J.-C. Savigny. — Mém. Inst. Egypte, Le Caire 11: III—VIII, 1—6.

— (1931/32, 1934): Marie Jules-César Savigny, sa vie et son oeuvre. I. II. III. — ibid. 17: VIII + 111, 20: VIII + 112, 23: VIII + 203.

Parslow, J.L.F. (1974): Study of birds in need of special protection in Europe. — Strasbourg.

Perrault (1733): Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux: L'Ibis & la Cigogne. — Mém. Acad. Royale Sci. Paris 3, Pt. III, No. 37: 474—484 [betr. *Mycteria ibis* und *Ciconia ciconia*].

Perring, J.S. (1842) cf. H. Vyse.

Petrie, W.M.F. (1888): A season in Egypt 1887. — London.

Pettigrew, Th.J. (1834): History of Egyptian mummies. — London.

Pierret, P. (1875): Vocabulaire hiéroglyphique. — Paris.

Pococke, R. (1791): Beschreibung des Morgenlandes und einiger anderer Länder. Bd. I. — Erlangen.

Posener, G. (1960): Dictionnaire de la civilisation égyptienne. — Paris.

Poulsen, V. (1968): Ägyptische Kunst. Neues Reich und Spätzeit. — Königstein.

Pratt, J.A. (1925, 1942): Ancient Egypt. — New York & London.

Preisigke, F., & W. Spiegelberg (1914): Die Prinz-Joachim Ostraca. Griechische und demotische Beisetzungsurkunden für Ibis- und Falkenmumien aus Ombos. — Schr. Wiss. Ges. Straßburg 19: 1—69.

Radzivill, Prince N.Chr. (1601/03): Hierosolymitana Peregrinatio: IV. [1580/83]. — Brunsbergae 1601 [latein. Edit.], Meyntz 1603 [dt. Edit.].

Ranke, H. (1925): Tiernamen als Personennamen bei den Ägyptern. — Z. ägypt. Sprache Altertumskde 60: 76—83.

Reinach, A. (1908): L'Egypte préhistorique. — Paris.

— (1913): Egyptologie et histoire des religions. — Rev. Synthèse histor. 27: 66—119.

Roeder, G. (1913): Horapollon. — In: Pauly & Wissowa's Realencyklopädie der klassischen Altertumswissenschaft 8, 2: 2314—2319. — Stuttgart.

— (1937): Aegyptische Bronzewerke. — Glückstadt.

— (1956): Ägyptische Bronzefiguren. — Berlin.

— (1960): Kulte, Orakel und Naturverehrung im Alten Ägypten. — Zürich.

Rosellini, I. (1831/34): I Monumenta dell'Egitto e della Nubia. — Pisa.

Rossiter, E. (1979): Le Livre des Morts. Papyrus d'Ani, Hunefer, Anhai. Commentaires. — London & Paris.

Rothschild, W., E. Hartert & O. Kleinschmidt (1897): *Comatibis eremita* (Linn.), a European bird. — Novit. zool. 4: 371—377.

Rouelle (1754): Sur les embauméments des Egyptiens. — Hist. Acad. Royale Sci. Paris 1754: 53—62.

Safriel, U.N. (1980): Notes on the extinct population of the Bald Ibis *Geronticus eremita* in the Syrian desert. — Ibis 122: 82—88.

Sauneron, S. (1960): Le nouveau Sphinx composité du Brooklyn Museum et le rôle du dieu Toutou-Tithoès. — Jl. Near East. Stud. Chicago 19: 269—287.

— (1970): Voyage en Egypte 1581. — Le Caire [cf. J. Palerne].

Savigny, M.J.-C. Lelorgne de (1805): Histoire naturelle et mythologique de l'Ibis. — Paris.

— (1811): Observations sur le système des oiseaux de l'Egypte et de la Syrie. — Paris.

Schäfer, H. (1936): Das altägyptische Bildnis. — Glückstadt.

Schamp, H. (1977): Pflanzen- und Tierwelt. — In: Schamp, H. (Hrsg.): Ägypten. — Tübingen.

Scharff, A. (1923): Götter Ägyptens. — Berlin.

— (1950): Geschichte Ägyptens von der Vorzeit bis zur Gründung Alexandrias. — In: Scharff, A., & A. Moortgat: Ägypten und Vorderasien im Altertum. — München.
Schenker, A. (1976): Die Waldrappkolonie im Zoo Basel. — Zolli (Bull. Ver. zool. Garten Basel) 37: 9—13.
Schneider, H.D., & M.J. Raven (1981): De Egyptische Oudheid. — Leiden.
Schüz, E. (1966): Über Stelzvögel (Ciconiiformes und Gruidae) im Alten Ägypten. — Vogelwarte 23: 263—283.
— (1967): Vögel der Pharaonen. — Vogelkosmos 4, 11: 370—375.
— (1969): Der problematische Ibis der Benin-Bronzen. — Tribus 18: 73—84.
— (1970): The riddle of the so-called ,,Benin Ibis'' and the artificial wattled birds. — Ostrich 8: 15—19.
— & C. König (1982): Old World vultures and Man. — In: Wilbur, S.R.: Vultures, biology and management. — Los Angeles.
Seeber, Chr. (1976): Untersuchungen zur Darstellung des Totengerichts im Alten Ägypten. — München.
Seguezzi, S. (1651): Estat des Revenus d'Aegypte. — Paris.
Sethe, K. (1908): Die aenigmatischen Inschriften des Ḏḥwty-Grabes. — In: Northampton et al. [cf. ibidem].
— (1913): Denkmäler aus Ägypten und Aethiopien. — Ergänzungsband zu Lepsius et al. (1849 ff.) [cf. ibidem]. — Leipzig.
— (1930): Urgeschichte und älteste Religion der Ägypter. — Abh. Kunde Morgenl. 18: XI + 1—196.
Shaw, Th. (1738): Travels or observations relating to several parts of Barbary and the Levant. Of the Mummies (vol. II). — Edinburgh 1808 (3rd edit.).
Shelley, G.E. (1872): A Handbook to the birds of Egypt. — London.
Smith, G.E., & W.R. Dawson (1924): Egyptian mummies. — New York.
Smith, W.St. (1946): A history of Egyptian sculpture and painting in the Old Kingdom. — London.
Sommer, J. (1664): See- und Land-Reyß nach der Levante. — Franckfurt.
Sonnini, S. (1798): Voyage dans la Haute et la Basse Egypte. — Paris.
Sottas, H., & E. Drioton (1922): Introduction à l'étude des hiéroglyphes. — Paris.
Spiegelberg, W. (1907): Schrift und Sprache der Alten Ägypter. — Leipzig.
— (1926): Die Glaubwürdigkeit von Herodots Bericht über Ägypten im Lichte der ägyptischen Denkmäler. — Orient und Antike 3: 1—44.
— (1928): Neue Urkunden zum ägyptischen Tierkultus. II. Ein Ibissarg. — Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss. München, Phil.-hist.Kl. 3: 1—18.
Steindorff, G. (1913): Das Grab des Ti. — Leipzig.
Stochove, V. de (1643): Voyage du Levant. — Bruxelles.
Theinhardt, F. (1875): Liste der hieroglyphischen Typen. — Z. ägypt. Sprache Altertumskde 1875: I—VI, 1—24.
Thévenot, J. de (1665): Relation d'un voyage Levant. — Paris & Rouen.
— (1693): Reysen in Europa, Asia und Africa. — Franckfurt am Mayn.
Thurnwald, R. (1951): Des Menschengeistes Erwachen, Wachsen und Irren. Versuch einer Paläopsychologie von Naturvölkern. — Berlin.
Tristram, H.B. (1882): Ornithological notes of a journey through Syria, Mesopotamia, and southern Armenia in 1881. — Ibis (IV) 6: 402—419.
Vandier, J. (1949): La religion égyptienne. — Paris.
— (1950): Une statue d'Ibis. — Rev. Egyptol. 7: 33—35.
— & J. Vandier d'Abbadie (1935): La tombe de Nefer-Abou. — Le Caire.
Villamont (1595/96): Le voyage en Egypte du Seigneur de Villamont. [1589/90]. — Paris.
Virey, Ph. (1887): Etudes sur le Papyrus Prisse. — Biblioth. Ecole Hautes Etudes Pa-

ris 69: 1—138.

— (1910): La religion de l'ancienne Egypte. — Paris.

Vyse, H. (1840/42): Operations carried on at the Pyramids at Gizeh in 1837. III. — London. [betr. J.S. Perring's Ibismumien].

Wackernagel, H. (1964): Brutbiologische Beobachtungen am Waldrapp, *Geronticus eremita* (L.), im Zoologischen Garten Basel. — Ornith. Beob. 61: 49—56.

Walle, B. van de, & J. Vergote (1943): Traductions des Hieroglyphica d'Horapollon. — Chronique d'Egypte 18, 35: 39—89, 199—239.

Westendorf, W. (1979): Vom Sonnentier zum Sonnenboot. — Festschr. Elmar Edel: 432—445. — Bamberg.

Whittemore, Th. (1914): The Ibis cemetery at Abydos 1914. — Jl. Egypt. Archaeol. 1: 248—249.

Whymper, Ch. (1909): Egyptian birds. — London.

Wiedemann, A. (1889): Le culte des animaux en Egypte. — Museon 8: 211—225, 309—318.

— (1890): Herodots zweites Buch mit sachlichen Erläuterungen. — Leipzig.

— (1905): Magie und Zauberei im Alten Ägypten. — Der Alte Orient 6, 4: 1—32.

— (1906): Mumie als Heilmittel. — Z. Ver. rhein. westfäl. Volkskde 3: 1—38.

— (1912): Der Tierkult der Alten Ägypter. — Der Alte Orient 14: 1—31.

Wilkinson, J.G., & S. Birch (1878): The manners and customs of the Ancient Egyptians. — London.

Woldering, J. (1967, 1975): Götter und Pharaonen. — Fribourg & Herrsching.

Wolf, W. (1957): Die Kunst Ägyptens. Gestalt und Geschichte. — Stuttgart.

Wolters, H.E. (1975/82): Die Vogelarten der Erde. — Hamburg.

Wreszinski, W. (1923/36): Atlas der altägyptischen Kulturgeschichte. I. II. III. und Atlasband. — Leipzig.

— (1927): Bericht über die photographische Expedition von Kairo bis Wadi Halfa . . . (etc.). — Schrift. Königsberger Gelehrt.-Ges. 4, 2: VII—VIII, 19—105.

Young, Th. (1823): An account of some recent discoveries in hieroglyphical litterature. — London.

Yoyotte, J. (1968): Die Kunstschätze der Pharaonen. — Genève.

Zauzich, K.Th. (1976): Ägyptische Kunst aus dem Brooklyn Museum. Historische Abrisse. — Berlin.

Zivie, A.-P. (1975): Hermopolis et le nom de l'Ibis. — Publ. Inst. franç. Archéol. Orient. du Caire 95: 170—171.

— (1979): La tombe de Pached à Deir el-Médineh. — ibid. 99: 1—144.

— (1980): Ibis. — In: Lexikon der Ägyptologie Lief. 17 (Bd. III), 115—122. — Wiesbaden.

Nachtrag

Zu Abb. 14 ,,Block aus Karnak mit Waldrappfigur'' sei zusätzlich bemerkt: Dargestellt ist der sog. Königsring des Reform-Pharaos Amenophis/Amenhotep IV (um 1365—1349/47 v. Chr.), der als Echnaton/Achenaten an Stelle der bisherigen Vielgötterei eine Art monotheistische Verehrung der Sonnenscheibe einführte: gewiß also keineswegs zufällig, daß in Kartusche bzw. ,,Königsprotokollen'' der geschopfte Ibis als Symbol und zugleich Silbenzeichen für je nach Lichteinfall irisierenden Glanz, für Ruhm, Größe, Erhabenheit, Geisteskraft und andere hohe Eigenschaften diente. Gauthier (Bd. II, 1912) hat hierfür 14 Beispiele zusammengestellt; Baines & Málek (1980) sowie Zauzich (1980) nehmen hierauf Bezug. Unter Echnatons Nachfolgern — die seinen Kult zugunsten der früheren Vorstellungen liquidierten — scheint eine vergleichbare ,,Waldrapp-Verwendung'' nur noch beim Pharao Haremhab (um 1332—1305

v. Chr.) vereinzelt vorgekommen zu sein: nur zwei fanden sich bei 64 Texten. Und späterhin scheint man nur unter Pharao Siphtah-Menephtah (19. Dynastie, um 1204—1196 v. Chr.) hierauf zurückgegriffen zu haben.

Baines, J., & J. Málek (1980): Atlas of ancient Egypt. — Oxford.
Gauthier, H. (1907/17): Le livre des rois d'Egypte. — Le Caire.
Zauzich, K.Th. (1980): Hieroglyphen ohne Geheimnis. — Mainz.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. Kumerloeve, Hubert-Reißner-Str. 7, 8032 Gräfelfing/München.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Die Schopfkasarka, *Tadorna cristata* (Kuroda, 1917) — eine vom Aussterben bedrohte Tierart (Wissensstand und Vorschläge zum Schutz)

von

EUGENIUSZ NOWAK

Bundesforschungsanstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie, Bonn

Inhalt

Einleitung
Kritische Übersicht des bisherigen Materials
Mutmaßungen über den Status der Schopfkasarka
Grundzüge eines Planes zur Rettung der Schopfkasarka
Danksagung
Zusammenfassung, Summary
Literatur

Einleitung

An vielen Stellen des ornithologischen Schrifttums wird von einer Schopfkasarka, *Pseudotadorna cristata* bzw. *Tadorna cristata*, gesprochen. Das gesamte Wissen über diese Entenart stützt sich auf lediglich drei[1]) Belegexemplare, die in den ornithologischen Sammlungen von Kopenhagen (1 ad. ♀) und Tokio (1 ad. ♂ und 1 ad. ♀) aufbewahrt werden, auf einige wenige Beobachtungen (nur eine von ihnen ist mit einer ad hoc angefertigten Skizze belegt) und Jäger-Berichte sowie auf sechs bzw. sieben Abbildungen und zwei Beschreibungen in älterer japanischer Literatur. Die Meinungen über diesen Vogel sind sehr unterschiedlich: Einmal wird er lediglich als Bastard bezeichnet, einmal als ausgestorbene Art, dann wieder wird von einem „mysteriösen Vogel" geschrieben bzw. behauptet, er lebe und brüte noch immer im Fernen Osten Asiens.

Diese im ornithologischen Schrifttum stets hervorgehobenen taxonomisch-faunistischen Differenzen bzw. Unklarheiten sollten jedoch vor einer anderen gewichtigen Tatsache in den Hintergrund treten: es handelt sich hier offensichtlich um eine Tierart, deren geringe Bestände (vielleicht sogar nur Einzelpaare) in Ostasien noch bis heute leben, deren Aussterben aber in der nahen Zukunft (wegen der wachsenden Wirkung anthropogener Gefährdungsfaktoren) bereits vorprogrammiert ist.

---

[1]) Angaben, nach denen bisher vier Museums-Exemplare existieren sollen (Dementjew & Gladkow 1952, Fisher et al. 1969, Worobjew 1954 u. a.), sind falsch! Sie beruhen darauf, daß das männliche Exemplar doppelt gezählt wurde (Abschußdatum 1913 oder 1914, Datum der Übergabe an die Kuroda-Sammlung 1924).

Die Notwendigkeit der Bewahrung des Arteninventars unseres Planeten für künftige Generationen wird zwar allseits (Behörden, Wissenschaftler) verbal gefordert, auch formal in nationalen Gesetzen und zwischenstaatlichen Verträgen garantiert, der Fall Schopfkasarka beweist jedoch, wie träge dieser Grundsatz verwirklicht wird.

Die gesamte Population der Schopfkasarka brütet, unternimmt Wanderungen und überwintert in Gebieten, die sowohl wegen der Unzugänglichkeit des Geländes (Gebirgstaiga, Feuchtgebiete und Küsten Ostsibiriens, menschenlose Inselgruppen im West-Pazifik) als auch aus politischen Gründen (z.T. Konfliktgebiete und Sperrzonen sich feindlich gegenüberstehender Staaten) für Zoologen schwer erforschbar sind; trotzdem sollte ein ernsthafter Rettungsversuch unternommen werden, u. a. um die Glaubwürdigkeit von Verträgen und amtlichen Erklärungen plausibel zu machen. Die erwähnten Schwierigkeiten sollten gerade ein Ansporn zu unkonventionellem, tatkräftigem Vorgehen sein.

Die nachstehende Kompilation aller verfügbaren Informationen sowie die Mutmaßungen über denkbare Eigenschaften der Schopfkasarka sollen in erster Linie diesem Zwecke dienen.

Anmerkung. Der Text dieser Arbeit wurde bereits im Februar 1982 abgeschlossen. Im August 1982 wurde eine Zusammenfassung der hier enthaltenen Informationen mit einem Farbbild eines Schopfkasarka-Paares, gemalt von Berthold Faust, und dem Vorschlag zur Einleitung einer Rettungsaktion dem 18. Internationalen Ornithologen-Kongreß in Moskau vorgelegt (s. dazu ,,XVIII Congressus Internationalis Ornithologicus, Moscow 1982 — Abstracts of Symposia and Poster Presentations'', S. 260—261). Der Deutsche Bund für Vogelschutz hat zugesagt, die Aktion u. a. finanziell zu fördern. Inzwischen wurden 300 000 Flugblätter mit Farbbild in russischer, koreanischer und chinesischer Sprache gedruckt. Im Winter 1982/83 ist die Suchaktion nach den Überwinterungsplätzen der Schopfkasarka in Südkorea, im Frühjahr 1983 nach den Brutplätzen in Ussuri-Land und Nordostchina angelaufen. Über Einzelheiten sind Berichte in ,,Wir und die Vögel'' Nr. 4/82 (hier auch Farbbild von Faust) sowie 1/83 zu finden. Etwa die gleichen Informationen enthält ein Artikel in ,,Gefiederte Welt'' Nr. 2 und 3/83 (in der auch ein zweites Farbbild reproduziert wurde). Der volle Text der in Moskau vorgelegten Poster Presentation (in deutscher, englischer, russischer oder chinesischer Sprache) ist beim Verfasser erhältlich; es ist auch beabsichtigt, die hier veröffentlichte Arbeit ins Englische und Russische übersetzen zu lassen.

Kritische Übersicht des bisherigen Materials

In chronologischer Reihenfolge werden nachstehend alle bisher vorliegenden Informationen, die direkt oder indirekt Auskunft über die Schopfkasarka

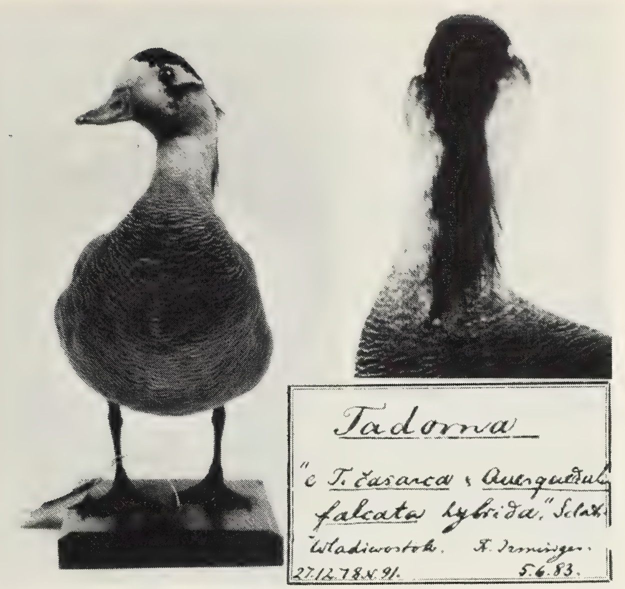


Abb. 1: Das Schopfkasarka-Weibchen aus der Umgebung von Wladiwostok, erlegt wahrscheinlich am 6. April 1877, aufbewahrt im Zoologischen Museum Kopenhagen. Daneben das Originaletikett des Präparats. (Zu 1877.)

geben, zusammengefaßt. Auf Literaturquellen mit Originalangaben bzw. mit ausführlicheren Darstellungen der entsprechenden Tatbestände wird hingewiesen.

1854 bis ca. 1888. Das Gebiet, aus dem die drei bisher bekannten Bälge der Schopfkasarka stammen (der russische Ferne Osten und Korea), wurde in ornithologischer Hinsicht intensiv erforscht: (a) 1854—1856 arbeitete hier der in Rußland (in der Gegend von Charkow) lebende deutsche Naturforscher Leopold von Schrenck²) (siehe Schrenck 1860); (b) 1867—1869 bereiste das Land der naturkundlich interessierte russische Generalstabsoffizier Nikolaj M. Przewalskij (siehe Przewalskij 1870); (c) nach dem tragischen Ausgang des polnischen Januar-Aufstandes von 1863 gelangte (unter den Tausenden der Sibirien-Verbannten) etwa ein halbes Dutzend polnischer Naturforscher und Sammler hierher: Dr. Benedykt Dybowski²), Wiktor Godlewski²), Michal Jankowski²)³), Wasilewski und andere. Im Jahre 1882 schloß sich dieser

---

²) Mehr Daten über die Tätigkeit dieser Personen sind bei Gebhardt (1964) zu finden.

³) Jankowski, der 1873 begnadigt wurde, blieb im Fernen Osten. Sein Sohn Grzegorz Jankowski²) (1880 bis ? 1945) wurde ebenfalls zu einem bekannten Vogelsammler des Gebietes, der viele Museen der Welt mit Vogelbälgen belieferte.

Gruppe ein weiterer versierter Sammler aus Polen an, Jan Kalinowski²). Sie alle haben die größte Vogelsammlung des Gebietes zusammengetragen. Diese Forschungs- und Sammel-Tätigkeit wurde von dem Warschauer Ornithologen Władysław Taczanowski²) geleitet und ausgewertet (siehe u. a. Taczanowski 1875, 1876, 1881, 1891, 1893 sowie Brzęk 1959).

Um die Jahrhundertwende gehörte der russische Ferne Osten (eingeschlossen Teile Koreas) zu den am besten erforschten Gebieten Ostsibiriens. Obwohl die Entenjagd hier zu den beliebtesten Tätigkeiten der Forscher und Sammler zählte, wird die Schopfkasarka in keinem Bericht erwähnt, und ihr Balg liegt in keinem Museum der Welt vor, obwohl Vogelbälge kistenweise dorthin geliefert wurden (insbesondere von der polnischen Sammler-Gruppe).

1877. In die Hände des dänischen Leutnants Fr. Irminger gelangte in Wladiwostok ein weibliches Exemplar der Schopfkasarka, das er sorgfältig präparierte und aufbewahrte, um es später den europäischen Ornithologen zu überlassen (Abb. 1). Irminger ahnte nicht, welche Rarität sich in seinem Besitz befand, wohl deshalb ist kaum etwas über die Umstände des seltsamen Fundes noch über ihn selbst bekannt. Der Balg gelangte in das Zoologische Museum Kopenhagen, wurde aber (wahrscheinlich erst Mitte oder Ende der 1880er Jahre) zur Bestimmung an P.L. Sclater nach London gesandt (anstatt zu Taczanowski nach Warschau!). Sclater publizierte später (siehe Sclater 1890) einige Angaben über die Herkunft des Vogels: Dieser soll am 6. April 1877⁴) in der Nähe von Wladiwostok (auf dem Etikett steht nur ,,Wladiwostok'') erworben oder erbeutet (obtained) worden sein. Dr. Jon Fjeldså, Kustos der Ornithologischen Abteilung des Museums in Kopenhagen, meint (briefl., 19. 6. 1981), daß Irminger die Ente vielleicht auf dem Markt gekauft habe. Er weiß auch zu berichten, daß Prof. Japetus Steenstrup (bis 1885 Direktor des Zoologischen Museums in Kopenhagen) damals mit verschiedenen Kapitänen bzw. Überseereisenden eine Abmachung bezüglich der Sammlung zoologischen Materials für sein Museum getroffen hatte. Irminger, über den lediglich bekannt ist, daß er damals im Dienste der Great Northern Telegraph Company stand, scheint eine dieser zufälligen Kontaktpersonen gewesen zu sein.

Keine Fachexpedition, sondern der Zufall hat also zum ersten Fund dieses raren Vogels geführt. Irminger hat aber niemals erfahren, daß er zu den Entdeckern neuer Arten gehörte, denn es sollten noch mehr als 40 Jahre bis zur einwandfreien wissenschaftlichen Bestimmung ,,seines Vogels'' vergehen.

---

⁴) Dieses Datum wurde aufgrund von Archiv-Nachforschungen ermittelt (wobei es unklar ist, ob ihm der gregorianische oder der julianische Kalender zugrunde lag). Die Daten, die auf dem Originaletikett zu lesen sind (27. 12. 1878 und 5. 6. 1883), weisen auf den Tag des Erwerbs des Vogels durch das Museum in Kopenhagen und den Tag der Aufstellung des Präparates hin (J. Fjeldså, briefl., 18. 3. 1982). Vaurie (1965: 109) gibt als Erlegungsdatum den 18. April 1877 an, jedoch ohne Angaben von Quellen.

1890. Am 14. Februar, während einer wissenschaftlichen Versammlung der Zoologischen Gesellschaft zu London, präsentierte Philip Lutley Sclater[5]) das Kopenhagener Präparat der Schopfkasarka, das ihm zur Bestimmung durch Dr. Christian F. Lütken (Museumsdirektor 1885—1901) aus Dänemark übersandt worden war, und legte einen Bericht über das Ergebnis seiner Untersuchung vor; es heißt darin, daß es sich hier um einen Bastard, wahrscheinlich der Rostgans (*Tadorna casarca*, syn. *T. ferruginea*) und der Sichelente (*Querquedula falcata*, syn. *Anas falcata*), handelt (Sclater 1890).

Sclater hatte bereits viele neue Arten beschrieben. Als konsequenter Verfechter der Anschauung von der Unveränderlichkeit der Arten ging er aber bei der Vermehrung der als neue Spezies anzuerkennenden Vogelformen sehr vorsichtig vor. Insbesondere trifft dies auf die späteren Jahre seines Wirkens zu.

Die damalige Zeit war auch, das muß hier erwähnt werden, nicht leicht für die Anhänger der konservativen taxonomischen Schule: neue Gedanken waren im Entstehen, zum Teil unter dem Druck der Deszendenz-Philosophie, zum Teil aber auch aufgrund der Tatsachenfülle, die man in den stets wachsenden Sammlungen der Museen vor Augen hatte und zu erklären versuchte. Im Entstehen war alles das, was heute unter dem Stichwort Subspezies (trinäre Nomenklatur etc.) bekannt ist. Sclater war entschiedener Gegner aller dieser neuen Strömungen.

Meine Deutung für Sclaters Entschluß: Für die Beschreibung einer neuen Art war der Einzelbeleg (aus gut erforschtem Gebiet stammend!) dem verantwortungsbewußten Wissenschaftler nicht ausreichend; und um jeglichen Spekulationen über ,,Formen'' oder ,,Unterarten'' den Boden zu entziehen, blieb ihm nichts anderes übrig, als den vorgelegten Vogel für einen Mischling zu erklären!

1916. In Korea, in der Nähe der Stadt Pusan (Fusan) am Flusse Nektung (syn. Nektong, Rakutökö), wurde Anfang Dezember (3.?) 1916 ein Weibchen der Schopfkasarka erlegt. Ausgestopft (Abb. 2) gelangte dieses Exemplar in die Hände des japanischen Ornithologen Nagamichi Kuroda in Tokio (Kuroda 1917). Dieser gründliche Gelehrte ahnte sofort, daß er es mit einer noch unbekannten Vogelart zu tun hatte. Er ließ nachforschen, ob solche Enten auch anderswo in Korea erlegt worden waren, und stieß bald auf eine neue Spur: bereits in der dritten März-Dekade 1916 sollte ein Jäger namens Akagawa auf dem Meeresstrand bei Yichuan in der Provinz Pyongan Pukto (Nordwest-Korea) sechs große Enten bemerkt haben, von denen er drei erbeutete. Der Mann, der öfter Enten jagte, hatte solche Vögel niemals zuvor gesehen; seine Beschreibung jedoch brachte Kuroda zu der Annahme, daß es sich um

---

[5]) Englischer Ornithologe (Systematiker und Tiergeograph), Mitbegründer und Herausgeber von ,,Ibis'', lebte zwischen 1829 und 1913.

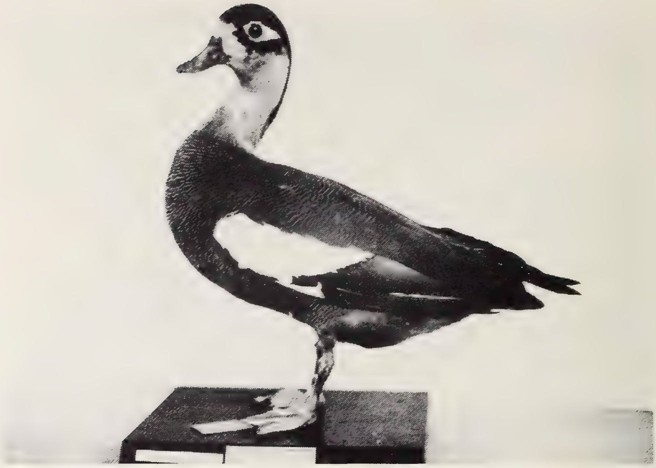


Abb. 2: Das Schopfkasarka-Weibchen aus der Gegend von Pusan, erlegt Anfang Dezember 1916, aufbewahrt in der Kuroda-Sammlung des Yamashina-Institutes in Tokio (zu 1916).

Schopfkasarkas gehandelt habe. Die wertvolle Beute gelangte leider nicht in die Hände von Wissenschaftlern (Kuroda 1924)[6]).

1917. Kuroda veröffentlicht in der japanischen Zeitschrift ,,Tori'' (Die Vögel) einen Beitrag mit der genauen Beschreibung des in Korea erlegten Vogels und zieht den Schluß, daß es sich hier nicht nur um eine neue Vogelart, sondern auch um eine für die Vogelkunde neue Gattung — *Pseudotadorna* — handele. Die neue Entenart erhält nun die wissenschaftliche Bezeichnung *Pseudotadorna cristata* Kuroda, 1917 (englischer Name aus der japanischen Originalarbeit: Crested Sheldracke). Der Japaner weiß zunächst noch nicht, daß dieser Vogel in Kopenhagen und London bereits untersucht wurde.

Nun wurde die neue Vogelart lediglich aufgrund eines Exemplars beschrieben, die Färbung des anderen Geschlechts war unbekannt. Kuroda vermutete damals, daß sein Vogel ein Männchen sei (erst später stellte sich heraus, daß es sich um ein weibliches Exemplar handelte).

1918. Japan, das alte Kulturland, kann mehr an zoologischem Beweismaterial liefern als Museumsbelege: Seinosuke Uchida (1918) hatte die Beschreibung der neuen Entenart von Kuroda gelesen und war sofort in der Lage, zwei wichtige Nachträge zu publizieren: (a) Ein aus der Zeit um 1700 stammendes Bild (Abb. 3), das offensichtlich das Männchen der Schopfkasarka im Brutkleid darstellt und die Unterschrift ,,Chosen Oshi'' (Koreanische Mandarinente) trägt; (b) genaue Angaben über das Aussehen beider Geschlechter dieser Vogelart aus einem alten japanischen Werk mit Vogelbeschreibungen (Anonymus 1750). Die Beschreibung des Weibchens paßt auf den Balg, den Kuroda ein Jahr zuvor beschrieb, die des Männchens auf das neu entdeckte Bild!

---

[6]) Dieser Nachweis wurde von verschiedenen Autoren, zumeist ohne bzw. mit ungenauer Quellenangabe (manchmal mit kleinen sachlichen Veränderungen), zitiert, bei Kolbe (1972: 227) erhielt er aber bereits zusätzlichen Inhalt: es heißt dort (unter Berufung auf Kuroda, zit. in Dementjew & Gladkow), daß über den Verbleib der drei erlegten Schopfkasarkas ,,sowie eines weiteren dort erbeuteten Vogels'' nichts bekannt sei. Sowohl bei Kuroda als auch bei den russischen Autoren steht über diesen ,,weiteren Vogel'' nichts.

Uchida zitiert wörtlich den vollen Text des alten Werkes, der die Schopfkasarka betrifft. Dort steht u. a., daß diese Entenart in der Kyoho-Zeit (1716—1736) aus Korea nach Japan importiert wurde. Es ist aus dem Originaltext nicht zu entnehmen, ob dies ein Einzelfall war oder ob solche Importe öfter stattgefunden haben. Zum Ende seiner Publikation stellt Uchida die Behauptung auf, daß die neugefundene Abbildung und der schriftliche Import-Hinweis ein Beweis für das häufige Vorkommen der Schopfkasarka vor einigen hundert Jahren seien. Diese Behauptung wurde später von fast allen Autoren übernommen, die über diese Entenart geschrieben haben.

1920. Eine weitere alte Abbildung der Schopfkasarka wurde entdeckt (Kuroda 1920): Im Besitz des Prinzen Juko Shimazu befand sich ein Album mit dem Titel ,,Chorui Shascizu'' (Vogelskizzen), gemalt von einem unbekannten Maler um 1820, worin sich u. a. eine farbige Darstellung eines Entenpaares be-

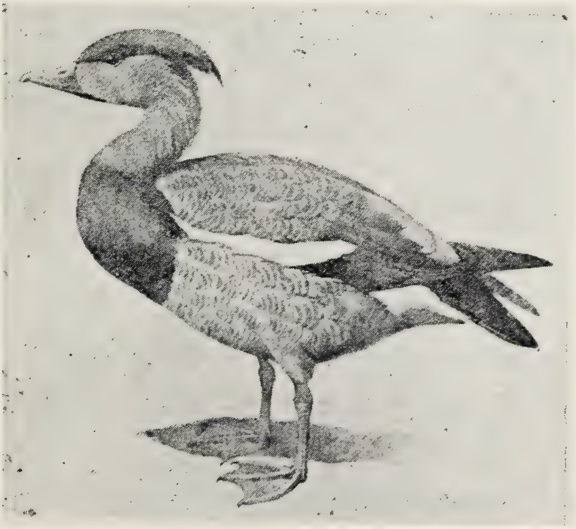


Abb. 3: Japanisches Bild eines Schopfkasarka-Erpels aus der Zeit um 1700 (Maler unbekannt) aus einem Satz japanischer Spielkarten; möglicherweise enthielt die zweite Karte des Paares die Abbildung des Weibchens (zu 1918).

fand (Abb. 5). Die Vögel gehören zweifelsohne der gleichen Art an wie der von Kuroda (1917) beschriebene Balg sowie das von Uchida (1918) besprochene alte Bild und die alte Beschreibung beider Geschlechter. Dazu stieß Kuroda schließlich auf die vor 30 Jahren publizierte Nachricht über die bei Wladiwostok erbeutete Ente, die von Sclater als Bastard bezeichnet wurde. Ein Vergleich des Balges aus dem Besitz Kurodas mit dem in London publizierten Bild des Kopenhagener Balges (Sclater 1890) ergab eindeutig, daß es sich um die gleiche Vogelart und das gleiche Geschlecht handelt. Beides sind Schopfkasarka-Weibchen. Den englischen Ornithologen wurden nun die japanischen Unterlagen übersandt, um sie zu überzeugen, daß Sclaters Urteil falsch war. Sie erhielten u. a. Fotokopien des alten japanischen Bildes mit Männchen und Weibchen, alte Beschreibungen etc. Ein Teil des Materials wurde in London sogar ausgestellt (Rotschild 1920). In Tokio glaubte man nun, den Fall Schopfkasarka in Fachkreisen endgültig geklärt zu haben.

1920. Sclater lebte nicht mehr, in England wirkte aber ein Mann, dessen taxonomische Lehre zum Teil eine andere ist als die von Sclater (siehe dazu Stresemann 1951); es ist wieder der kompetenteste Zoologe auf dem Gebiete der Systematik der paläarktischen Vögel: Ernst Hartert[2]), ein Deutscher, der 1892 die Leitung des Naturkundlichen Museums in Tring übernahm. Nun äußerte er sich in einer 1920 erschienenen Lieferung seines großen Werkes ,,Die Vögel der paläarktischen Fauna'' zu der taxonomischen Stellung der von Sclater und Kuroda untersuchten und beschriebenen Exemplare der Schopfkasarka: Er übernimmt (S. 1305—1306) die von Kuroda neubeschriebene Gattung *Pseudotadorna* und die einzige Art dieser Gattung, *P. cristata*[7]), in sein Artenverzeichnis (außer der Auswertung aller publizierten Quellen hatte Hartert noch zusätzlich briefliche Informationen von Kuroda erhalten); nach einer detaillierten Beschreibung der Art und der Bemerkung, daß Sclater diesen Vogel als Bastard beschrieben hatte, folgt sein delphischer Kommentar: ,,Die Ansicht, daß diese merkwürdige Ente ein Bastard der oben genannten beiden Arten sei, hat nach den Abbildungen und Beschreibungen viel Bestechendes. Abgesehen davon, daß Bastarde selbst bei Enten in freier Natur selten sind (Entenkojen sind schon nicht mehr freie Natur) und eine übersehene Art a priori mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat, sind aber noch verschiedene andere Gründe vorhanden, die für die Annahme einer besonderen Art (und Gattung) sprechen: Beide Vögel wurden wild geschossen. In einem alten japanischen Buche sind beide Geschlechter, wenn auch unvollkommen, beschrieben (Kuroda, in litt.), wonach der Typus von *P. cristata*[7]) ein ♀ wäre, Burggraf Matendeira in Japan besitzt ein altes Gemälde, das ein ♂ dieses Vogels darstellt (Kuroda, in litt.) . . . Fernere Forschungen werden hoffentlich bald mehr Licht über den Vogel verbreiten, wenn er kein Bastard ist.''

Nach wie vor also ist die Sache nicht klar!

---

[7]) In Harterts Buch fehlerhaft als ,,*P. cornuta*'' abgedruckt.

1921. George D. Wilder, ein an der Universität Peking tätiger Engländer (der viel über die Vögel Chinas publiziert hatte), schreibt in einem Brief an seinen Fachkollegen in Großbritannien, er meine, ,,vor etwa zwanzig Jahren'' (also zu Beginn unseres Jahrhunderts) ein Exemplar der Schopfkasarka in den Händen eines chinesischen Jägers gesehen zu haben (Ort und Jahreszeit werden leider nicht angegeben). Bedauerlicherweise wollte der Chinese diesen Vogel nicht verkaufen (Phillips 1922: 229).

Leider ist dieser Nachweis zu unsicher, um ihn in dem ,,japanisch-englischen Streit'' verwenden zu können.

1924. Die Japaner lassen sich nicht entmutigen; ihre Nachforschungen erbringen ein überraschendes Ergebnis: Yashukichi Kuroda, ein Freund des Ornithologen Nagamichi Kuroda, sah bereits im Jahre 1922 in Seoul (Korea) bei einem Jäger namens Saizo Nakamura eine ausgestopfte, ihm unbekannte Ente, die später als Schopfkasarka-Erpel im Brutkleid bestimmt wurde! Es ist ihm gelungen, den Besitzer zu überreden, das Präparat der Kuroda-Sammlung in Tokio zu schenken. Im Sommer 1924 kam der ausgestopfte Vogel nach Japan (Abb. 4) und wurde hier untersucht. Seine Beschreibung, einschließlich Foto, wurde noch im gleichen Jahr veröffentlicht (Kuroda 1924).

Nakamura konnte sich erinnern, daß er die Ente Ende November oder zu Beginn des Dezember 1913 oder 1914 erlegt hatte. Er entdeckte damals lediglich zwei dieser Vögel, sie flogen entlang des sumpfigen Ufers an der Mündung des Flusses Kun-Kiang (syn.: Keum-gang, Kinko, Kum) in der Nähe des

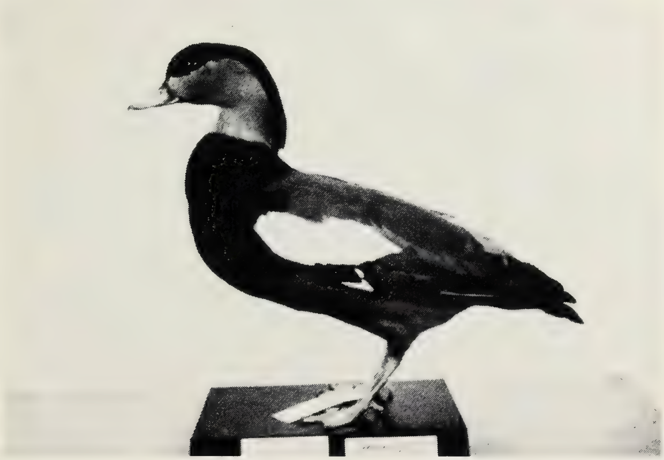


Abb. 4: Das Schopfkasarka-Männchen aus der Kun-Kiang-Mündung, erlegt im November oder Dezember 1913 bzw. 1914, aufbewahrt in der Kuroda-Sammlung des Yamashina-Instituts in Tokio (zu 1924).

Ortes Kun-San (Provinz Cholla Pukdo); Nakamura erlegte sie beide, das zweite Exemplar schenkte er einem Freund.

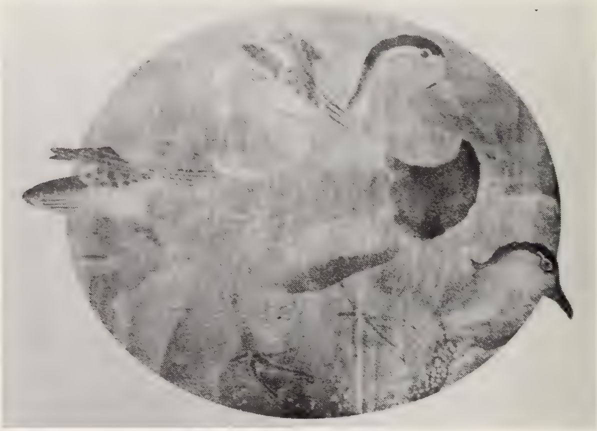


Abb. 5: Farbige Darstellung eines Schopfkasarka-Paares aus Japan um 1820 (Maler unbekannt) aus einem Album verschiedener Vogelabbildungen mit dem Titel ,,Chorui Shaseizu'' (Vogelskizzen). Das Original wurde im Zweiten Weltkrieg vernichtet. (Zu 1920.)

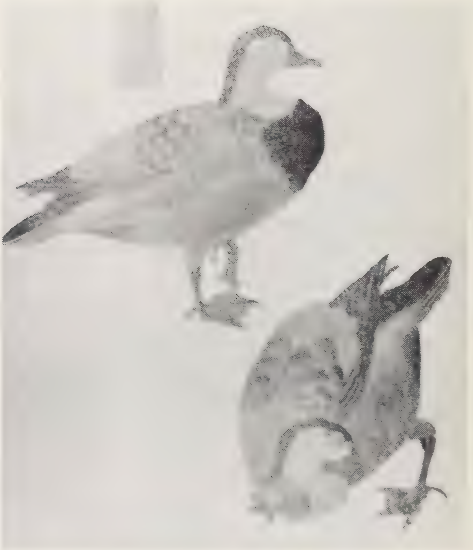


Abb. 6: Farbiges Bild eines Schopfkasarka-Paares aus Japan zu Anfang des 19. Jahrhunderts (Maler unbekannt). Die Unterschrift lautet: ,,Mandarinente, jedoch nicht der echten Mandarinart, sondern einer wahrscheinlich aus China eingeführten''. Das Original wurde im Zweiten Weltkrieg vernichtet. (Zu 1924.)

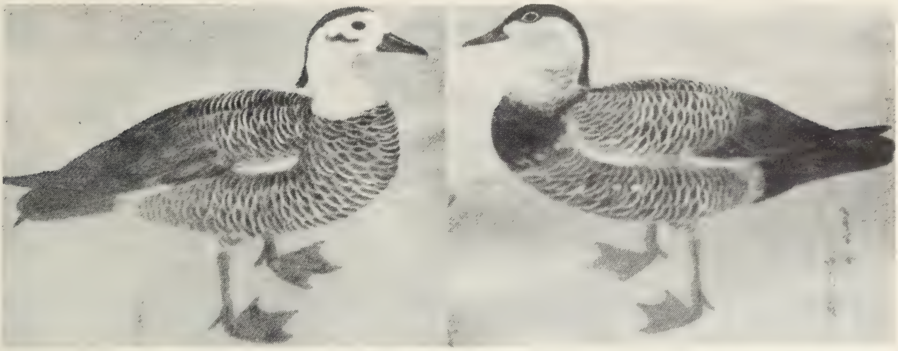


Abb. 7: Japanische Darstellung des Weibchens und Männchens der Schopfkasarka aus der Zeit um 1850 (Maler Chikusai) aus einem Album verschiedener Vogelabbildungen mit dem Titel ,,Chorui Shaseizu'' (Vogelskizzen). Das Original wurde durch ein Erdbeben im September 1923 vernichtet. (Zu 1924.)

Außer der Beschreibung des Erpels konnte Kuroda (1924) neue Funde alter Bilder aus der japanischen Feudalzeit (vor der Restauration) melden, die zwei Paare der Schopfkasarka darstellen (Abb. 6 und 7). Eines dieser Bilder enthält wieder die Bemerkung, daß es sich um Importe handele, und erwähnt als mögliche Heimat der Vögel China. Später wurden weitere Bilder dieser Entenart (Abb. 8 und 9, siehe auch unter 1940 und 1949) sowie eine zweite Beschreibung beider Geschlechter der Schopfkasarka in einer alten Tier- und Pflanzenenzyklopädie gefunden, in der u. a. steht, daß dies eine schöne, jagdbare Wildart sei, die größer ist als andere Enten (Ranzan 1803).

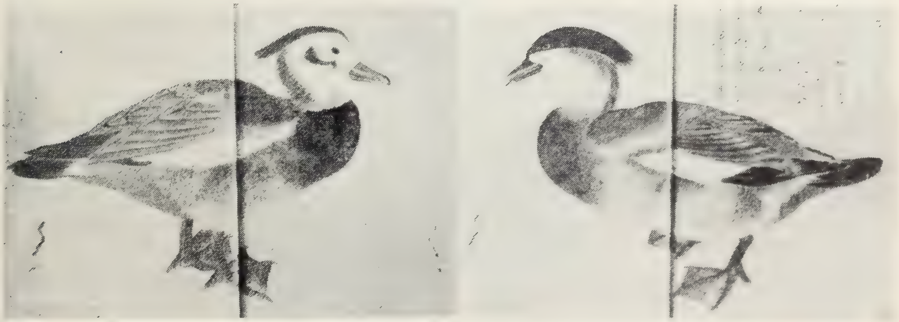


Abb. 8: Japanische Darstellung des Weibchens und Männchens der Schopfkasarka aus den zwanziger Jahren des 19. Jahrhunderts (Maler unbekannt) aus einem kleinformatigen Buch mit mehreren Vogelabbildungen mit dem Titel ,,Torino Shurui'' (Vogelgattungen). Eine zeitgenössische japanische Kopie des Erpel-Bildes befindet sich in der Hughton-Bibliothek der Harvard-Universität, USA. (Zu 1924 und 1940, s. auch Austin & Kuroda 1953: 352.)

1924. Am 10. Dezember, während der 288. Sitzung des Britischen Ornithologen-Clubs, die in einem Londoner Restaurant unter Vorsitz von Herry F. Witherby stattfand, nahm als Gast auch Prinz Nobusuke Taka-Tsukasa aus Japan teil. Der Prinz hatte folgendes Anliegen: Die japanischen Fachleute seien überzeugt, daß es sich bei der Schopfkasarka um eine bisher nicht entdeckte, offensichtlich sehr seltene Tierart handele; die europäischen Kapazitäten aber (Sclater, später Hartert) neigten zu der Ansicht, daß die Ente lediglich ein Mischling sei. Im Namen des Prinzen legte Markgraf Masauji Hachisuka kurz und überzeugend das gesamte japanische Beweismaterial vor, zusätzlich wurde noch (zum zweiten Mal!) das Kopenhagener Exemplar der Schopfkasarka nach London gebracht. Die Argumente konnten jedoch die Europäer nicht überzeugen: ,,In der nachfolgenden Diskussion sagte Dr. E. Hartert, daß die Frage, ob die sogenannte *Pseudotadorna cristata* ein Hybrid, wie es P.L. Sclater 1890 meinte, oder eine selbständige Art sei, seiner Auffassung nach mit keinem Mittel entschieden werden könne. Es sei eher auffällig, daß seit 1890[8]) lediglich drei Exemplare erbeutet wurden, und zwar in Ländern, in denen viel gesammelt wurde. Die Angaben über die Häufigkeit in früherer Zeit sind keine wissenschaftlichen Berichte, und sie dürfen nicht als allzu seriös genommen werden. Er macht auch auf die Tatsache aufmerksam, daß in Europa Mischformen zwischen *Nyroca ferina* und *Nyroca nyroca* als *,,Fuligula homeyeri"* und die zwischen *Bucephala clangula* und *Mergus albellus* als *,,Mergus anatarius"* beschrieben wurden, und erst viel Zeit vergehen mußte, bevor die Herkunft dieser Formen generell geklärt wurde. Er empfahl Experimente durch Paarung der *Casarca ferruginea* mit *Anas falcata*" (Protokollzitat nach Witherby 1924).

Diese starre Haltung wird noch lange Zeit, auch durch namhafte Ornithologen (z. B. Austin 1948: 57), vertreten, was von der notwendigen Such- und Schutzaktion für den raren Vogel abhielt.

1925. Die beiden Japaner sind enttäuscht; sie publizieren im ,,Ibis" (Taka-Tsukasa & Hachisuka 1925) eine Notiz, in der sie (in sehr ausgewählten Worten) die Meinung vertreten, daß es sich hier doch um eine selbständige Art, *Pseudotadorna cristata*, handle. Auch den Kopenhagener Vogel hält Taka-Tsukasa (1925) aufgrund seiner eingehenden Untersuchung nicht für einen

---

[8]) Fehler im Protokoll (sollte 1877 heißen).

[9]) Leider wurden Angaben über das ältere ikonographische und gedruckte Material an einigen Stellen der ornithologischen Literatur mit gravierenden Fehlern abgeschrieben und wiedergegeben: u. a. behaupteten Dementjew & Gladkow (1952: 361) sowie Fisher et al. (1969: 191), daß auch auf alten chinesischen Bildern und Teppichen Schopfkasarka-Abbildungen entdeckt worden seien. Kolbe (1972: 228) nennt auch alte chinesische Bücher! Alle diese Autoren geben keine Quellen für diese wichtigen Angaben an. Ich konnte den Ursprung dieser Informationen nicht entdecken; Prof. Tso-Hsin Cheng aus Peking, der Nestor der chinesischen Ornithologie, weiß auch nichts darüber (briefl. 5. 5. 1981).

Hybriden. Diese Publikationen fanden jedoch kein Echo mehr. Sie bewirkten auch keinerlei Aktivitäten dort, wo die Schopfkasarka noch vorkommen könnte, obwohl die Japaner zusätzlich betonen, daß es sich um die seltenste aller Entenarten handele.

1936. Bei Chengteh (Jehol) in Nordostchina will Herr Kazuji Ijima ,,etwa drei Vögel, die wahrscheinlich dieser Art angehörten'' (s. Orn. Soc. of Japan 1974: 47, aber auch 1958: 150) geschossen haben. Er berichtete darüber (ohne das genaue Datum der Jagd angeben zu können) während einer Sitzung der Ornithologischen Gesellschaft von Japan am 23. 2. 1957, also etwa 20 Jahre nach Erlegung der Vögel, deren Bälge leider nicht konserviert worden waren.

1937. Austin & Kuroda (1952: 350) berichten, ohne Einzelheiten anzugeben, daß Jäger in China (insbesondere im Nordosten des Landes) und in Korea Enten geschossen hätten, die möglicherweise dieser Art (der Schopfkasarka) angehörten. Die letzte Mitteilung dieser Art soll aus dem Jahre 1937 stammen.

1940. Kuroda veröffentlicht in der Zeitschrift ,,Tori'' abermals alte japanische Bilder eines Schopfkasarka-Paares (Abb. 8), die belegen, daß solches Material u. U. exakte, für den Faunisten wertvolle Informationen liefern kann[9]). Neben der Abbildung des Erpels ist folgendes zu lesen: ,,Ein Paar die-

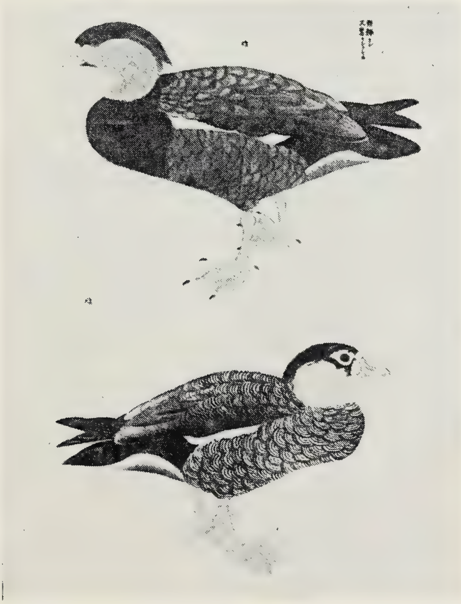


Abb. 9: Farbiges Bild eines Schopfkasarka-Paares aus Japan, gemalt von Kowa Yamamoto aus Tokio im Jahre 1854 auf einer Papierrolle (aus Austin 1949: 24; zu 1924 und 1949).

ser Vögel wurde von Kamenojo Murata, Diener des Shojiro Matani, mittels eines geleimten Vogelfangseils am Furubori, Ipponji, in der Nähe von Kametamura, Hakodate im Oktober 1822 gefangen und am 8. September des nachfolgenden Jahres als Geschenk Dewanokami Mizuno, dem Sekretär des Kango Fujikura, Hausverwalter des Shogun, übergeben, der sie am nächsten Tage, dem 9. September, Shogun schenkte.'' Diese Angabe ist der einzig sichere Beleg für das natürliche Vorkommen der Schopfkasarka in Japan (u. a. Orn. Soc. of Japan 1942: 124; 1974: 47; Yamashina 1974: 228).

Künstler der japanischen Feudalzeit malten ihre Bilder meist nach Objekten aus der Natur (siehe dazu auch Austin 1949: 25). Der Text auf dem hier erwähnten Bild der Schopfkasarka bestätigt dies ebenfalls. Auf den anderen japanischen Abbildungen zeigen die Enten so unterschiedliche individuelle Merkmale (bis auf die Schopfkasarka-Paare in Abb. 5 und 6), daß mit Sicherheit anzunehmen ist, daß verschiedene Individuen als Modell dienten.

Aus diesem Grunde wage ich, alle alten japanischen Bilder und Beschreibungen der Schopfkasarka als ,,Nachweise'' im Sinne der Faunistik zu betrachten.

1943. In der dritten März-Dekade wurden in einem überfluteten Reisfeld in der koreanischen Provinz Chushinhokudo zwei Enten gesehen, die vielleicht der Art Schopfkasarka angehörten. Diese Beobachtung könnte als höchst unsicher gelten, wenn sie nicht durch Yasukichi Kuroda, den Entdecker des Präparats eines Schopfkasarka-Erpels (siehe unter 1924), gemacht und publiziert worden wäre (Y. Kuroda 1953).

1949. Ein weiteres altes japanisches Bild mit der Darstellung eines Schopfkasarka-Paares wurde gefunden und publiziert (Abb. 9); es enthält die Bezeichnung ,,Die Koreanische bzw. Felsmandarinente'' (Austin 1949: 24—26).

1954. Zwei hervorragende Ornithologen — der Franzose Jean Delacour und der Engländer Peter Scott —, unbestrittene Wasservogel-Autoritäten mit großer Erfahrung auf dem Gebiete der Zucht von Entenvögeln, klassifizieren die Schopfkasarka in ihrem Werk über die Wasservögel der Welt (1954) als eine selbständige Art; Sclaters Meinung, die Ente sei ein Bastard, kommentieren sie kurz, aber klar: dies sei ,,eine Behauptung, die kein erfahrener Enten-Forscher billigen kann''. Dieses Urteil wird 1974 in der 2. Ausgabe des Werkes wiederholt.

Wie aus dem Buche von Gray (1958) sowie den dort angeführten Literaturquellen hervorgeht, wurde bereits häufiger versucht, solche Mischlinge zu züchten; Beweise für einen Erfolg liegen jedoch nicht vor. Mike Ounstead, ein Praktiker der Wasservogelzucht aus dem Wildfowl Trust in Slimbridge, England (wohl die größte Sammlung lebender Wasservögel der Welt), meint auch, daß solche Kreuzungen, insbesondere in der freien Wildbahn, unwahrscheinlich seien (briefl., 8. 9. 1981).

Inzwischen betrachten alle Taxonomen bzw. maßgeblichen Ornithologen die Schopfkasarka ebenfalls als eine selbständige Art, die jedoch gegenwärtig der Gattung *Tadorna* zugerechnet wird (Austin & Kuroda 1953, Cheng briefl., Dementjew & Gladkow 1952, Gore & Wong 1971, Iwanow 1976, Iwanow, Kozlowa, Portenko & Tugarinow 1951, Iwanow & Stegman 1978, Peters, Mayr & Cottrell 1979, Stepanjan 1975, Vaurie 1965, Voous 1978, Won 1981a, Yamashina 1974).

1954. In Moskau erschien eine Monographie der Vögel des Ussuri-Landes, verfaßt von einem russischen Tiergeographen und Ornithologen, Konstantin A. Worobjew. Sie enthält u. a. folgende Angaben über die Schopfkasarka: Sie sei eine tertiäre Vogelart, die in der borealen Zone Nordostasiens lebte, während der Eiszeit aber im größten Teil ihres Vorkommensgebietes erloschen sei[10]). Lediglich ein kleines Relikt-Areal habe sich im Ussuri-Land halten können (bzw. die Vögel wurden aus dem Norden hierher verdrängt); das Ussuri-Gebiet habe schon außerhalb der vereisten Zone gelegen und beherberge daher bis heute ungewöhnlich viele Relikt-Arten[10]) sowohl der Wirbeltiere (2 Säuger, 3 Vögel, 1 Kriechtier, 1 Lurch) und der Wirbellosen (mindestens 1 Käfer) wie auch der Flora (mindestens 4 Pflanzenarten). Darunter sei eine Vogelart, die ebenfalls der Familie der Entenvögel angehöre (Schuppensäger, *Mergus squamatus*), und eine andere, deren Areal lediglich einige zehn km² groß sei (Bartammer, *Emberiza jankowskii*). In den benachbarten Gebieten Nordostchinas leben ebenfalls mehrere Relikt-Arten.

Diese und andere Ausführungen Worobjews liefern wichtige Hinweise für die Klärung des Status der Schopfkasarka und somit auch für die Erarbeitung von Schutzmaßnahmen für diese Art. Leider wurden die Erkenntnisse von Worobjew von niemandem als Grundlage für Suchaktionen und praktische Naturschutzarbeit verwertet. Den meisten Autoren, die über die Schopfkasarka publiziert haben, blieben sie gänzlich unbekannt (obwohl das Buch auch ins Englische übersetzt wurde).

1965. Charles Vaurie aus New York, ein hervorragender Kenner paläarktischer Vögel, hat zwar keine Zweifel an dem Art-Status der Schopfkasarka, äußert sich aber sehr skeptisch gegenüber allen Nachweisen des Vogels aus der Zeit nach 1916: die Auswertung jeglicher Jägerberichte über gesehene oder erlegte Vögel dieser Art lehnt er strikt ab. Dies macht es ihm auch möglich, zu dem Schluß zu kommen, daß diese Ente ,,wahrscheinlich ausgestorben'' sei (Vaurie 1965: 109).

---

[10]) Hinweis für Paläozoologen: es wäre wichtig, nach fossilen Resten der Schopfkasarka in Nordostasien, vielleicht sogar im Nordwesten Nordamerikas zu suchen.

Wohl hiervon ausgehend, schreibt später Curry-Lindahl (1972: 164): ,,Die Schopfkasarka ist 1916 erloschen''[11]).

1965. Die Internationale Union für Naturschutz (IUCN) veröffentlichte ein ''Red Data Book'' (Vincent 1966, s. auch Vincent 1966a), in dem die Schopfkasarka nun als eine weltweit ausgestorbene Tierart bezeichnet wurde. Sogar das Datum des Erlöschens der Art wird genau angegeben: Anno Domini 1943. Auch die spätere, revidierte Ausgabe dieses Werkes (King 1979) betrachtet diese Ente als ausgestorben.

Seinerzeit hatte ich die Gelegenheit, in Irkutsk das Manuskript eines in den 60er Jahren von Dr. Tatjana N. Gagina verfaßten vierbändigen Werkes über die Vögel Ostsibiriens einzusehen (das bisher leider nicht gedruckt worden ist); auch dort waren keine neuen Angaben über die Schopfkasarka enthalten, sie wird als erloschene Art behandelt.

1967. In einer kurzen Notiz in der in Moskau erscheinenden ,,Ornithologia'' (Band 8: 363) veröffentlichten Labzjuk & Nazarow (1967) die überraschende Nachricht, daß drei lebende Schopfkasarkas an der pazifischen Küste in der Nähe Wladiwostoks (Gebiet des Rimski-Korsakow-Archipels in der Bucht Peters des Großen) bereits im Frühjahr 1964 in der freien Natur beobachtet wurden![12]) Diese knappe Mitteilung hat ein so weites Interesse und so viele Nachfragen hervorgerufen, daß Labzjuk (1972) zusätzlich in der ,,Ornithologia'' eine detaillierte Beschreibung seiner Beobachtung veröffentlichte (auf russisch). Hier die wichtigsten Teile dieser Schilderung in deutscher Übersetzung:

,,Am 16. Mai 1964, während einer Brutbestandsaufnahme der Brillenteiste (*Cepphus carbo* Pall.), von einem Ruderboot aus, nahe einem namenlosen Felsinselchen nordwestlich der Matwejew-Insel, wurde auf einer etwa 50 m vom Ufer entfernten Klippe aus einer Distanz von ca. 20—30 m eine große Ente beobachtet, die auf einer Steinstufe, zusammen mit Kragenenten (*Histronicus histronicus* L.), saß. Wellen, deren Stärke bis zu drei Grad erreichten, erlaubten es nicht, das Fernglas für die Beobachtung zu benutzen. Die Maße der Ente waren etwa doppelt so groß wie die der Kragenenten, ansonsten war auch die Färbung des Vogels auffallend.

Nicht zu übersehen waren die roten Beine und der rote Schnabel, die sich deutlich vom Hintergrund des Gesteins abhoben und die in ihrer Intensität an die Färbung der gleichen Körperteile des Mittelsägers (*Mergus serrator* L.) erinnerten. In der Gegend der Schulterpartie hob sich vom allgemein dunklen Ton des Gefieders ein großer weißer Fleck ab, der von unten und von der Schwanzseite her durch dunkle Handschwingen begrenzt war.

---

[11]) Am Rande bemerkt: Mit dieser gedruckten Aussage wurde während der Ausarbeitung des Textes der Bonner Konvention die Ablehnung des Antrages auf Aufnahme der Schopfkasarka in den Anhang I der Konvention begründet.

[12]) Extrem entstellt wurde diese Notiz bei Fisher et al. (1969: 192) zitiert: ein Teil der Angaben, die im russischen Originaltext einer anderen Art (*Podiceps ruficollis*) gewidmet sind, wurde fälschlicherweise auf die Schopfkasarka bezogen!

Als das Boot näher getrieben wurde und die Ente, ihren Hals streckend, unruhig den Kopf bewegte, gelang es, deren Färbung genauer zu betrachten. Kopf und Hals waren hellgrau gefärbt, auf dem Kopf sowie dem hinteren Teil des Halses verlief bis zum Rücken ein schwarzer Streifen, deutlich zu sehen waren der schwarze Kropf und die schwarze Brust, die Seiten des Körpers waren dunkelgrau.

Wind und Wellen haben nun das Boot noch näher herangetrieben [an die Ente], was anscheinend die Kragenenten, die sichtbar über der Wellenschlaglinie saßen, aufschreckte. Diesen folgend flogen auch einige weitere Kragenenten, die hinter den Klippen versteckt waren, sowie noch zwei Enten auf, die sich von der oben beschriebenen durch eine eintönige graubraune [bzw. braune, buryj] Färbung unterschieden, wobei sich der hell [bzw. klar, leuchtend] rote Schnabel und der schmutzigweiße Kopf mit dunklem Streifen auf dem Oberkopf abhoben. Danach flog auch die erstere Ente auf. Es gelang noch, ihren rötlichen [ryžewatoj] oder ockerfarbigen Unterschwanz zu bemerken. Der Flug der Schopfkasarka, anfangs etwas schwerfällig, ging dann in einen

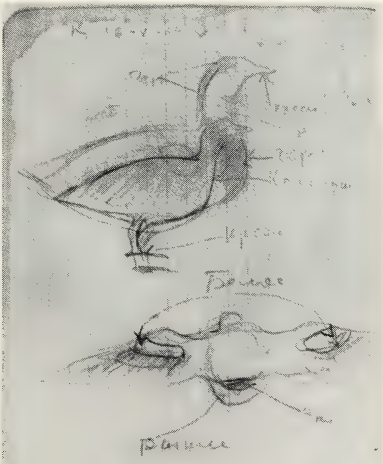


Abb. 10: Ad-hoc-Skizze eines Schopfkasarka-Erpels stehend und fliegend, einschließlich eines Größenvergleichs mit der Kragenente, angefertigt von W.I. Labzjuk aus Wladiwostok; der Beobachter hat das Ocker und Weiß des Unterschwanzes irrtümlich auf der Oberseite (die schwarz ist) skizziert (zu 1967).

leichten, schnellen über mit nur seltenen und kräftigen Flügelschlägen. Anfangs flogen sie den Kragenenten hinterher, später wichen sie aber seitlich ab, und nachdem sie entlang des westlichen Ufers die Matwejew-Insel umflogen hatten, drehten sie in südwestliche Richtung ab."

Noch am Tage dieser Beobachtung fertigte Labzjuk in seinem Notizblock eine Bleistift-Skizze an, die hier zum ersten Male veröffentlicht wird (s. Abb. 10)[13]). Diese Skizze enthält einen durch optische Täuschung des Beobachters bedingten Fehler; trotzdem (bzw. gerade deswegen) gibt es überhaupt keine Zweifel an der Richtigkeit von Labzjuks Bestimmung.

1973. Am 10. Oktober unterzeichneten die Außenminister Andrej Gromyko und Masayoshi Ohira im Namen der Regierungen der Sowjetunion und Japans eine Konvention über den Schutz wandernder Vögel, vom Aussterben bedrohter Vögel sowie ihrer Lebensräume[14]). Der Anhang zu dieser Konvention verzeichnet 287 Vogelarten, nicht aber die Schopfkasarka, obwohl namhafte sowjetische Fachleute (Labzjuk 1972, Stepanjan 1975, Iwanow 1976 u. a.) und auch japanische Autoren (Yamashina 1974 u. a.) die Ente keineswegs für bereits ausgestorben halten. Eine Frage an die amtierenden Außenminister der beiden Staaten: Warum wurde in der Konvention die seltenste wandernde Art und der am meisten schutzbedürftige Vogel Ostasiens außer acht gelassen?

1982. Meiner Ansicht nach ist die Schopfkasarka nicht ausgestorben (siehe folgendes Kapitel, unter ,,Bestandshöhe und -dynamik"); eine kleine Relikt-Population dieses Vogels brütet nach wie vor in Ostasien. Auch in der neuesten Literatur über die gefährdeten Tiere der Sowjetunion wird sie als eine seltene, vom Aussterben bedrohte Ente angegeben (Borodin 1978, Žirnow et al. 1975, 1978). In Japan wird sie ebenfalls zu den Vogelarten gezählt, die dort vorkommen können und Schutz benötigen (Yamashina Inst. 1975). In Korea hatte man seit fast 40 Jahren keine Nachforschungen durchgeführt (Won Hong-ko 1956, 1964 und Won Pyong-oh 1975, 1979, 1981 b). In China wurde nach dieser Vogelart gar nicht gesucht, die beiden vorhandenen, unsicheren Nachweise (siehe unter 1921 und 1936) waren dort unbekannt (Cheng 1976). Aufgrund der Beobachtung von Labzjuk (1972) kann vermutet werden, daß das Auftreten dieser Ente (zumindest auf dem Zuge) auch in Ostchina, in Nord- und in Südkorea möglich ist.

Leider wird in dem Jahreslebensraum der Schopfkasarka kaum etwas getan, um den Fortbestand der Art zu sichern und sie vor dem Aussterben zu bewahren.

---

[13]) Es gibt noch eine zweite, von Labzjuk mit Tusche angefertigte Skizze; sie ist eine nachträgliche ,,Reinzeichnung" der hier abgedruckten Originalskizze.

[14]) Eine englische Übersetzung dieser Konvention befindet sich u. a. im Archiv des IUCN Environmental Law Centre in Bonn sowie im IWRB HQ in Slimbridge.

Mutmaßungen über den Status der Schopfkasarka

Die nachstehenden Ausführungen über die Schopfkasarka sind vornehmlich aufgrund einer vergleichenden Analyse dieser Entenart mit den sechs weiteren *Tadorna*-Arten erstellt worden. Insbesondere war ich dabei bemüht, (a) die denkbaren Faktoren, die die Population der Schopfkasarka auf einem so niedrigen Bestandsniveau halten, und (b) Hinweise auf deren mögliche Brutplätze ausfindig zu machen sowie (c) auf verschiedene feldornithologische Kennzeichen zur Identifizierung des Vogels in seinem Jahreslebensraum hinzuweisen.

Allerdings muß hier ausdrücklich betont werden, daß fast alles, was über die Schopfkasarka nachstehend gesagt wird, lediglich Vermutungen sind, die durch künftige Beobachtungen und Forschung verifiziert werden müßten!

Die für die vergleichende Analyse verwendeten Daten stammen in erster Linie aus den Übersichtswerken von Delacour & Scott (1954), Johnsgard (1965) sowie Kolbe (1972).

Phylogenetische Stellung. Die Gattung Tadorna bewohnt die Alte Welt und besteht aus sieben Arten. Aufgrund tiergeographischer und morphologischer, zum Teil aber auch ökologischer Merkmale nehme ich an, daß die Schopfkasarka näher mit der neuseeländischen *T. variegata* und der australischen *T. tadornoides* als mit der paläarktischen *T. ferruginea* und der südafrikanischen *T. cana* und am wenigsten mit der malayisch-australischen *T. radjah* und der paläarktischen Art *T. tadorna* verwandt ist. Es ist sogar nicht ausgeschlossen, daß die phylogenetisch bedingten Ähnlichkeiten der Schopfkasarka mit ihren nächsten Verwandten kleiner sind als zwischen irgend einem anderen ,,Artenpaar'' dieser Gattung. Falls also das Genus *Tadorna* in zwei Untergattungen, wie Johnsgard (1965) und Cramp et al. (1977) es vorschlagen, zu trennen ist, müßte die Schopfkasarka der Untergattung *Casarca* zugerechnet oder sogar eine dritte Untergattung — *Pseudotadorna* — ausgesondert werden. Ausführungen Worobjews (1954) über die tertiäre Abstammung des Vogels (siehe oben unter 1954) lassen die Vermutung zu, daß die Schopfkasarka möglicherweise die phylogenetisch primärste Art der Gattung *Tadorna* ist (die Untergattung *Tadorna* dagegen die evolutiv am weitesten entwickelte). Wolters (1976: 95) erhebt sogar das Taxon *Pseudotadorna* erneut in den Rang einer selbständigen Gattung.

Gewicht. Aus dem Vergleich der Körpermaße[15]) und deren Korrelation mit den Gewichten der sechs häufigen *Tadorna*-Arten nehme ich an, daß das Männchen der Schopfkasarka ca. 1200 g und das Weibchen um 1000 g schwer ist.

---

[15]) Maße der in Tokio aufbewahrten Bälge sind u. a. bei Kuroda (1917, 1924), die des in Kopenhagen aufbewahrten bei Sclater (1890) zu finden.

Tabelle 1: Verzeichnis sämtlicher Nachweise der Schopfkasarka (alte japanische Bilder und Texte werden hier als je ,,ein Nachweis'' betrachtet).

Lfd. Nr.	Art des Nachweises	Anzahl der nachgewiesenen Vögel, Geschlecht	Datum des Nachweises	Jahreszeit			Quellen s. Textabschnitt
				Brutzeit	Zug	Überwinterung	
1	Bild	1♂ (einige?)	ca. 1700	?	?	?	1918
2	Beschreibung	aus Korea nach Japan importiert	zwischen 1716 und 1736	?	?	?	1918
3	Beschreibung	u. a. Hinweis, daß es sich um eine jagdbare Art handelt	wohl Ende 18. Jh.	?	?	?	1924
4	Bild mit kurzem Text	importiert, wahrscheinlich aus China	Anfang 19. Jh.	?	?	?	1924
5	Bild	2 (♂ und ♀)	ca. 1820	?	?	?	1920
6*	Fang (Bild mit Text)	2 (♂ und ♀)	Oktober 1822		x?	x	1940
7	Bild	2 (♂ und ♀)	ca. 1850	?	?	?	1924
8	Bild	2 (♂ und ♀)	Dezember 1854 (Bilddatum)			x?	1949
9*	Erlegt **	1 (♀)	April 1877		x		1877
10	Erlegt	1	Anfang 20. Jh.	?	?	?	1921
11*	Erlegt***	2 (darunter 1 ♂)	November bzw. Dezember 1913 oder 1914		x?	x	1924
12*	Erlegt und beobachtet	6 (davon 3 erlegt)	März 1916		x	x?	1916
13*	Erlegt***	1 (♀)	3 (?) Dezember 1916			x	1916

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Art des Nachweises	Anzahl der nachgewiesenen Vögel, Geschlecht	Datum des Nachweises	Jahreszeit			Quellen s. Textabschnitt
				Brutzeit	Zug	Überwinterung	
14*	Erlegt	ca. 3	1936	?	?	?	1936
15	Erlegt?	„gelegentlich"	ca. 1914 bis 1937	?	?	?	1937
16*	Beobachtet	2	Ende März 1943		x?	x	1943
17*	Beobachtet	3 (♂ und 2 ♀)	16. Mai 1964		x		1967

* die geographische Lage dieser Nachweise wurde auf der Landkarte (Abb. 11) dargestellt
** dieser Nachweis ist auch mit einem im Museum Kopenhagen aufbewahrten Balg belegt
*** wie oben, jedoch Sammlung Tokio

Verbreitungsgebiet. Die Landkarte (Abb. 11) zeigt die geographische Lage aller bisher bekannt gewordenen Nachweise der Schopfkasarka (sie stützt sich auf Angaben, die in Tabelle 1 sowie in entsprechenden Absätzen des vorhergehenden Kapitels ausführlicher dargelegt wurden). Auf dieser Grundlage schätze ich, daß die Brutgebiete des Vogels im sowjetischen Primorje-Land, wahrscheinlich auch in Nord-Korea sowie vielleicht in NO-China liegen. Nicht ausgeschlossen ist es, daß das Brutgebiet, wie Kobayashi (1979) vermutet, im vorigen Jahrhundert bis nach Hokkaido (nur hier gibt es in Japan zusagende Brut-Biotope) reichte. Die bisherigen Angaben lassen nichts über den Nordrand des Brutareals aussagen; ich wäre allerdings nicht überrascht, wenn man die Ente auch auf der Höhe von Chabarowsk und Nikolajewsk (oder noch weiter im Norden) entdecken würde.

Dabei dürften die Brutplätze eher in einem breiten Küstenstreifen als tief im Landesinneren liegen. Keineswegs handelt es sich bei der Schopfkasarka um ein großes, geschlossenes Brutareal. Es sind wohl lediglich lokale Brutvorkommen, die vereinzelt verstreuten Paare dürften nur selten Kontakt zueinan-

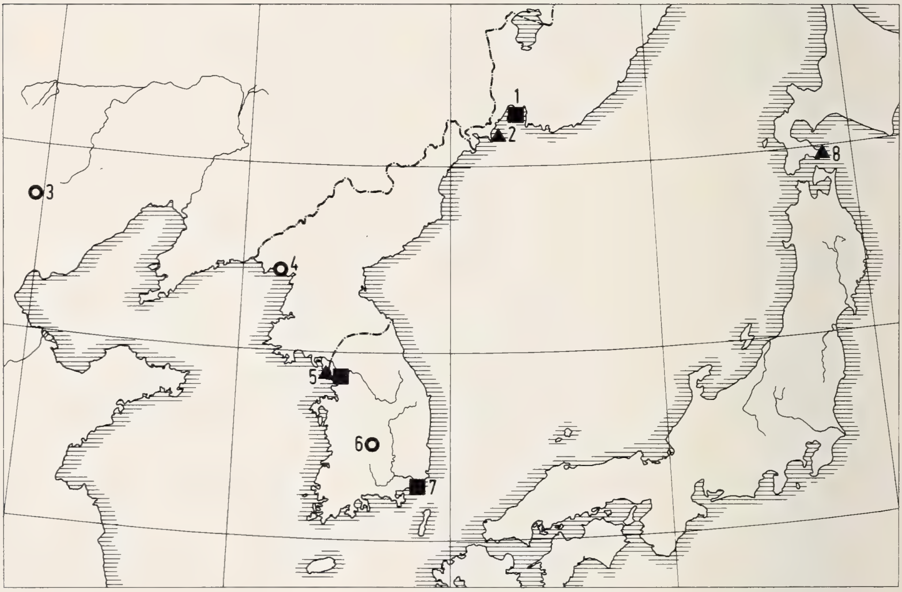


Abb. 11: Lage der Schopfkasarka-Nachweise, die auch geographische Angaben beinhalten: 1 bei Wladiwostok (9), 2 Matvejew-Insel (17), 3 Chengteh = Jehol (14), 4 Yichuan in der Provinz Pyongan Pukto (12), 5 Mündung des Kun-Kiang in der Provinz Cholla Pukto (11), 6 Provinz Chungchong Pukto (16), 7 am Flusse Nektung bei Pusan (13), 8 bei Kametamura nahe Hakodate (9). Die Nummern in Klammern verweisen auf die entsprechenden Angaben in Tabelle 1. Erläuterung der Symbole: Quadrat: ein Balg liegt vor (Museum Tokio oder Kopenhagen); Dreieck: Nachweis ohne Belegexemplar, den ich jedoch für sicher halte; Kreis: weniger sicherer Nachweis.

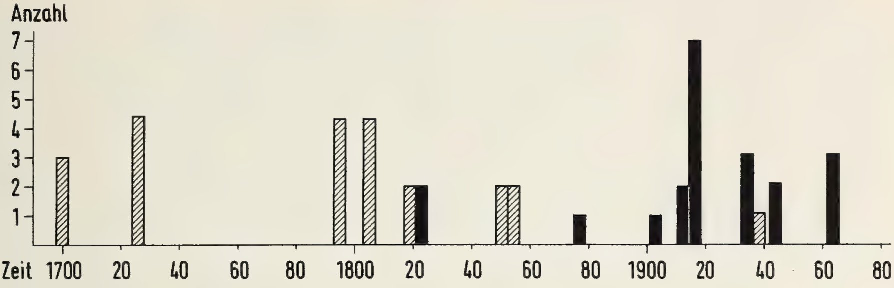


Abb. 12: Graphische Darstellung der Anzahl nachgewiesener Schopfkasarkas im Verlauf der letzten drei Jahrhunderte. Schwarze Säulen: Anzahl wirklich beobachteter Vögel; schraffierte Säulen: Schätzungen (vgl. auch entsprechende Angaben in Tabelle 1).

der haben; es ist anzunehmen, daß der Genaustausch innerhalb des Gesamtbestandes durch Verpaarungen in gemeinsamen Überwinterungsgebieten erfolgt (eine gewisse Ähnlichkeit mit der Arealstruktur von *Mergus squamatus* ist also zu vermuten). Allerdings kann man nicht ausschließen, daß die Schopfkasarka doch über ein geschlossenes, in diesem Falle aber sehr kleines Brutareal verfügt (das in seiner Größe dem von *Emberiza jankowskii* ähnelt).

Die Überwinterungsgebiete bilden wahrscheinlich die Küstengewässer Südkoreas, das Gelbe Meer, insbesondere Küstengewässer Chinas, vielleicht aber auch Küsten Südjapans. Die Grenze des Überwinterungsgebietes ist im Norden wohl höchstens 100—300 km vom Südrand des Brutareals entfernt, in südlicher Richtung dürfte sie aber ebenfalls weiter reichen, als die Lage der im Südteil des Kartenausschnitts eingetragenen Winternachweise es vortäuscht.

Die Zugzonen dürften in erster Linie in den Flußtälern und an den Küsten liegen, Rastaufenthalte an anderen Gewässern (z. B. in Reisfeldern im Landesinneren) sind zu vermuten. Wie bereits oben erwähnt, erfolgen die Wanderungen nicht auf allzuweite Entfernungen (etwa wie die Zugbewegungen der australischen *T. tadornoides*) und sind mit den weiträumigen Wanderzügen der zwei anderen paläarktischen Kasarkas (*T. tadorna* und *T. ferruginea*) nicht zu vergleichen.

Bestandshöhe und -dynamik. Die sechs mit der Schopfkasarka verwandten *Tadorna*-Arten bewohnen zwar Areale von sehr unterschiedlicher Größe, ihre Bestände sind jedoch in den geeigneten Biotopen überall als hoch bzw. verhältnismäßig hoch zu bezeichnen. Ganz anders ist dies bei der Schopfkasarka; ihr Bestand muß als extrem niedrig bezeichnet werden, andernfalls hätten in unserem Jahrhundert mehr Nachweise dieses Vogels vorliegen müssen. In dieser Frage sind sich alle Autoren, die über die Schopfkasarka schreiben und sie nicht als ausgestorben bezeichnen, einig.

Einige Autoren meinen jedoch, daß die Schopfkasarka früher, z. B. im 18. Jahrhundert, häufig war (dies bezieht sich zumeist auf Korea). Es gibt wohl zwei Ansätze zu einer solchen Beurteilung: (a) sie stützt sich auf die nicht belegte Behauptung von Uchida (1918), oder (b) für jede vom Aussterben bedrohte Tierart wird kritiklos das gewohnte Art-Aussterbe-Schema („früher häufig, später selten") übernommen. Ich persönlich zweifle ernsthaft daran, daß die Schopfkasarka in den letzten Jahrhunderten in Ostasien jemals häufig war. Vielmehr ist anzunehmen, daß sie hier „schon immer" (d. h. seit der Eiszeit — Worobjew 1954) selten bzw. sogar sehr selten war. Für die letzten dreihundert Jahre meine ich dies mit der Auswertung vorhandener quantitativer Daten (Abb. 12) belegen zu können. Die fünf Hinweise über Importe dieses Vogels aus Korea (vielleicht auch aus China) nach Japan würde ich nicht als Beleg dafür werten, daß die Schopfkasarka dort häufig war (wie es einige Autoren tun); eher umgekehrt: es muß sich auch damals um eine kostbare, also sehr seltene (und schöne) Tierart gehandelt haben. Zwar gehörte sie zu den jagdbaren Arten (Ranzan 1803, siehe unter 1924), das bedeutet jedoch keineswegs, daß man sie automatisch als fleischliefernden Vogel behandelte und verzehrte (siehe dazu die genaue Beschreibung des Schicksals des 1822 bei Hakodate gefangenen Paares — unter 1940). Auf die Frage: wie konnte man einige oder mehrere für den Export bestimmte Vögel in Korea, falls der Bestand dort schon immer sehr klein war, überhaupt fangen, sehe ich zwei glaubwürdige Antworten: (a) es waren Zufallsfänge (wie der 1822 bei Hakodate), die wegen ihrer Seltenheit sofort den reichen japanischen Händlern angeboten wurden, oder (b) spezialisierte Vogelfänger kannten einen oder einige Brutplätze der Schopfkasarka und verstanden es, regelmäßig Einzelvögel zu entnehmen, ohne den Bestand dabei zu vernichten (diese Brutplätze könnten z. B. ein streng gehütetes Geheimnis eines einzigen, intelligenten Vogelfängers gewesen sein, das er mit ins Grab genommen hat).

Falls die These über die konstante Seltenheit der Schopfkasarka stimmen sollte, sind gewiß kleinere Bestandsschwankungen im Laufe der Zeit vorgekommen. Möglicherweise fällt eine der Perioden erhöhten Bestandes auf die Zeit von 1913—1916 (7 Vögel wurden damals nachgewiesen), eine andere vielleicht auf das 18. Jahrhundert (Importe nach Japan), die Bestandstiefpunkte fallen dagegen in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts (ornithologische Erforschung Ostsibiriens) und in die jetzige Zeit.

Die Vermutung, daß die Schopfkasarka bereits ausgestorben sei, teile ich nicht, und zwar aufgrund folgender Überlegung: eine Reliktart der Eiszeit, die sich in ihrem Restareal bis 1964 halten konnte, ist in den letzten zwei Jahrzehnten mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit nicht ausgestorben! Mit einem weiteren Neunachweis (wie die chronologische Übersicht auf Abb. 12 voraussagen läßt) ist noch in diesem Jahrzehnt zu rechnen. Die zahlreichen Vermutungen über das Aussterben der Art beruhen auf einer Überbewertung des Fehlens von Beobachtungen während mehrerer Jahre bei einer Vogelart mit offensichtlich versteckter Lebensweise, die in Biotopen lebt, welche in ornithologischer Hinsicht unzureichend erforscht sind.

Dies alles bedeutet aber keineswegs, daß die Schopfkasarka in Kürze nicht als Art aussterben könnte.

Biotop. Über den Zug- und Überwinterungsbiotop der Schopfkasarka wurde bereits oben gesprochen (Flußtäler, Küstengewässer). Die wichtigste offene Frage um diesen Vogel betrifft seinen Brutbiotop. Es ist sehr wahrscheinlich, daß eine primär boreale Art, die später durch die Eiszeit nach Süden verdrängt wurde, zu stenök war, um sich an neue Habitate anzupassen, und hier deshalb höhere (also kältere, mit Nadelwald bewachsene) Lagen besiedelte. An solcher Gebirgs-Taiga fehlt es in Ostasien nicht. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Schopfkasarka, ähnlich wie dies zum Teil bei *T. tadornoides* und *T. variegata* der Fall ist, in Baumhöhlen brütet (der typische Baumhöhlenbrüter der Gattung *Tadorna* ist allerdings die am wenigsten mit der Schopfkasarka verwandte *T. radjah*). Der Schwarzspecht ist auch in Ostasien weit verbreitet (in Gebirgswäldern bis 2000 m über NN), ein Angebot an Bruthöhlen muß daher gesichert sein (dank der extensiven Holzwirtschaft werden nach Jahren zahlreiche Spechthöhlen auch für eine Kasarka genügend groß). Möglicherweise besiedelt die Schopfkasarka (notgedrungen) Brutbäume, die weit entfernt vom Wasser liegen (die meisten Kasarkas brüten mehrere Kilometer vom Wasser entfernt). Bei der Richtigkeit dieser Hypothese wären die Nistplätze der Schopfkasarka in erster Linie in den Wäldern von Sikhote Alin (UdSSR), in Bergketten Nordkoreas und angrenzenden Gebieten Chinas (östlich von Mukden/Shemyang), möglicherweise auch in Ta Kingan Shan in Nordostchina zu suchen. Gebirgswälder der unmittelbaren Küstenzone des sowjetischen Fernen Ostens könnten ebenfalls das gesuchte Brutgebiet bilden. Die Vermutung, daß die Art im Gebirge brütet, wird auch durch eine der alten japanischen Bezeichnungen des Vogels, Felsmandarinente (s. Austin 1949), bekräftigt. Außer Baumhöhlen kommen auch Felshöhlen als Brutplatz dieser Ente in Frage (die Kasarkas brüten in der Mehrzahl in Erd- oder Baumhöhlen).

Alle diese Vermutungen können allerdings nicht die Möglichkeit ausschließen, daß die Ente doch an „klassischen" Stellen (z. B. Uferzonen von Binnenseen, Flüssen oder Flachküsten) brütet. Falls z. B. im hypothetischen Brutareal Brackgewässer (im Binnenland) vorkommen, ist es sehr wahrscheinlich, daß sich dort die Brutplätze befinden.

Brutbiologie. Die meisten *Tadorna*-Enten werden erst im zweiten Lebensjahr geschlechtsreif, es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß dies auch auf die Schopfkasarka zutrifft. Daß sie erst im dritten Lebensjahr Geschlechtsreife erreicht, ist wenig wahrscheinlich. Falls die Ente tatsächlich in Baumhöhlen brütet, dürfte die Eierzahl 10 nicht überschreiten, kann aber auch viel kleiner sein, z. B. 5 bis 8 (die neuseeländische *T. variegata* legt ebenfalls oft nur 6 Eier, selten 10 und mehr). Die Sterblichkeit der Jungvögel ist möglicherweise groß (Sprung aus der hoch gelegenen Höhle, weite Wanderung zum Wasser, gelegentliches Austrocknen der Gebirgsbäche etc.). Bei Nestern auf dem Boden (z. B. Felsspalten) ist der Feinddruck (eierfressende Säugetiere) vermutlich hoch.

Die Schopfkasarka-Bruten dürften im Juni erfolgen (s. späte Zugdaten in der Tabelle).

Bei allen 6 Tadorna-Arten mit bekannter Brutbiologie werden die Eier durch das Weibchen bebrütet, das Männchen hält sich jedoch die ganze Zeit in der Nähe des Brutplatzes auf. Dies dürfte auch im Falle der Schopfkasarka so sein.

Gewiß legt die Schopfkasarka nur 1 Gelege im Jahr. Für Nachgelege (falls das Erstgelege vernichtet wird) ist es wohl (wegen der fortgeschrittenen Jahreszeit) schon zu spät.

Phänologie. Es ist anzunehmen, daß die Schopfkasarkas sich nur kurz im Brutgebiet aufhalten, etwa von Ende Mai bis Juli bzw. Anfang August. Die etwa 7 Wochen bis zum Flüggewerden der Jungvögel verbringen die Schopfkasarkas wahrscheinlich in niedrigeren Lagen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese Wanderungen so stark ausgeprägt sind, daß man hier von einer vertikalen Wanderbewegung der Vögel sprechen kann. Gleich nach Erreichen der Flugfähigkeit beginnt wohl die Wanderung, wobei die Periode des ,,Zwischenzuges'' lange dauern dürfte (sie schließt die Mauserzeit ein). Möglicherweise ist in der Mauserperiode eine erhöhte Sterblichkeit gegeben (Feinde, Räuber), die dazu beiträgt, daß der Bestand kontinuierlich niedrig ist. Die Verweildauer in den Überwinterungsgebieten dürfte sich auf die Monate Oktober bzw. November bis Februar oder März erstrecken. März, April und Mai sind (siehe Tabelle) die Monate des Rückzugs in die Brutgebiete.

Ethologie. Die geringe Zahl der Beobachtungen der Schopfkasarka ist möglicherweise auf einige, für sie typische Verhaltensmerkmale zurückzuführen: wahrscheinlich handelt es sich hier um einen sehr scheuen Vogel mit einer Fluchtdistanz von 200 oder noch mehr Metern (Labzjuk konnte den sitzenden Vogel vielleicht nur deshalb aus einer Entfernung von 20 m beobachten, weil er gerade schlief); wahrscheinlich ist die Schopfkasarka Nachtwanderer (wie die anderen *Tadorna*-Arten) bzw. zieht in der Regel höher als die meisten anderen Enten. Auch die Nahrungsaufnahme (ähnlich wie bei den anderen *Tadorna*-Arten) erfolgt wohl nachts.

Ein so seltener Vogel, falls er wirklich in so spezifischen Biotopen wie vermutet brütet, muß aber auch über Verhaltensweisen verfügen, die zu seiner Entdeckung verhelfen könnten: die Kontaktaufnahme zwischen einzelnen Vögeln, insbesondere in der Brutperiode, erfolgt höchstwahrscheinlich mittels einer ausgeprägten, weit hörbaren Stimme.

Erwähnenswert ist der auf den japanischen Bildern (Abb. 3, 8, 9) aufgezeichnete Schopf: die normalerweise glatt liegende Mähne (siehe Abb. 1, 2, 4—7 und 10) kann, wahrscheinlich im Erregungszustand, aufgestellt werden.

Sozialverhalten. Die einzelnen Paare der Schopfkasarka bewohnen wahrscheinlich große Brutreviere, die vom Männchen verteidigt werden (Ähnliches bei der neuseeländischen *T. variegata*). Der männliche Vogel hält sich die ganze Brutperiode über in der Nähe des Weibchens auf (siehe oben). Möglicherweise sind die Flug- bzw. Stimmaktivitäten des Erpels in dieser Zeit (Ende Mai bis Juli) so auffällig, daß darauf bei der Suche nach den Nestern der Vögel besonders geachtet werden müßte. Auf dem Zuge bilden die Schopfkasarkas nur kleine Trupps (z. B. 6 Vögel, wie sie in Korea beobachtet wurden) bzw. treten zusammen mit großen Ansammlungen anderer Entenarten auf (z. B. mit der Kragenente, wie es Labzjuk beobachtete). Im Winter bleiben die Paare wohl zusammen (dies könnte man aus dem japanischen Nachweis vom Oktober 1822 schließen; auch alle anderen *Tadorna*-Arten sind monogam). Aus dem Mangel an Winterbeobachtungen würde ich aber den Schluß ziehen, daß die überwinternden Schopfkasarkas (kleine Verbände, Paare bzw. Einzelvögel) stets mit großen Ansammlungen anderer Arten vermischt sind. Daraus ist ein Hinweis für gezielte Suchaktionen nach überwinternden Schopfkasarkas abzuleiten: Bei Flugzeugzählungen überwinternder Entenbestände an längeren Abschnitten von Küstengewässern (mehrere 100 km) sollte gezielt nach wenigen, markant großen Enten gesucht werden, die sich von den Scharen anderer Entenarten deutlich abheben müßten (Abb. 13 und 14).

Nahrung. Vier näher mit der Schopfkasarka verwandte Arten (Untergattung *Casarca*) ernähren sich vorwiegend vegetarisch, verschiedene wirbellose Tiere bilden lediglich eine Ergänzung ihrer Kost. Umgekehrt ist es bei den beiden Arten der anderen Untergattung (*Tadorna*): sie verzehren einen größeren Anteil animalischer Nahrung (kleine Wirbellose, die vornehmlich aus Feuchtbiotopen stammen). Die Schnabelfirste der Schopfkasarka weisen nur schwach entwickelte Lamellen auf, was darauf hinweisen mag, daß diese Ente ihre Nahrung nicht durch Filtern von Wasser (Plankton, auch Wasserinsekten) aufnimmt. Ausgehend davon, daß der Vogel in Gebirgen lebt, ist zu vermuten, daß er ebenfalls (wie die „*Casarcas*") vegetarische Kost bevorzugt (zahlreiche Pflanzen der Taiga-Bodenschicht, kurzes Gras, vielleicht aber auch kleine Nüsse, die Ende des Sommers und Anfang des Herbstes gesammelt werden). Von allen sieben *Tadorna*-Arten ist der Schnabel der Schopfkasarka am kürzesten, eignet sich also gut zur mechanischen Zerkleinerung (Reißen, Zerdrücken) von Nahrung. Dagegen benötigen die Jungvögel (ähnlich wie bei anderen Entenarten) gewiß einen hohen Anteil animalischer Nahrung (Insekten, Landmollusken, Würmer).

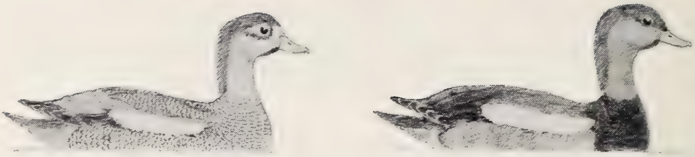


Abb. 13: Erkennungsmerkmale der Schopfkasarka (auf dem Wasser sitzend): a) großer, weißer Fleck auf dem Flügel; b) schwarzer Strich auf dem Kopf, der bis zum Rücken reicht; c) die Art gehört zu den größten Enten Ostasiens (wie *Tadorna tadorna* und *T. ferruginea*).

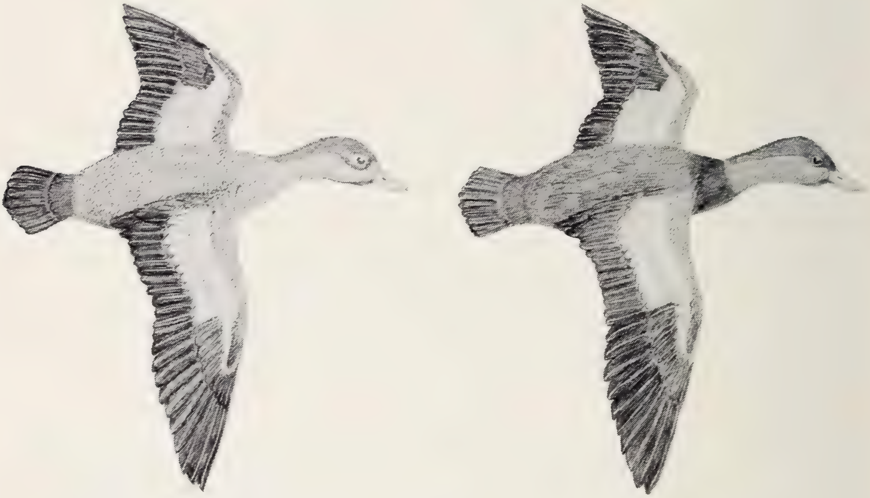


Abb. 14: Erkennungsmerkmale der Schopfkasarka (Flugbild von oben): charakteristisch sind die breiten weißen Streifen auf beiden Flügeln sowie die Größe des Vogels.

Feldkennzeichen. Neben den Bemerkungen über mögliche Verhaltensweisen soll auch darauf hingewiesen werden, daß die Schopfkasarka zu den größten Enten innerhalb ihres Brutgebietes zählt; in ihren Überwinterungsgewässern sind die zwei anderen, etwa gleich großen *Tadorna*-Arten (*T. ferruginea* und *T. tadorna*) zusätzlich anzutreffen. Ansonsten müssen noch drei markante Färbungsmerkmale beachtet werden (Abb. 13 und 14): (a) im Fluge ist der sehr breite weiße Streifen auf beiden Flügeln gut sichtbar; (b) bei Vögeln, die auf dem Wasser sitzen, ist ebenfalls der große weiße Fleck auf dem Flügel charakteristisch; seine Form und Größe können unterschiedlich sein in Abhängigkeit davon, wie stark der Flügel durch die ,,Flügeltaschen'' bedeckt ist; (c) von oben gesehen (bei Flugzeugkontrollen) ergeben der schwarze Strich auf dem

Kopf, der bis zum Rücken reicht, und die ebenfalls sichtbaren weißen Flügelflecken ein charakteristisches Bild.

Bereits das vorliegende Material läßt den Schluß zu, daß bei der Schopfkasarka eine erhebliche Variabilität einiger Erkennungsmerkmale vorkommt (z. B. die orbiculare Kopfzeichnung des Weibchens — s. Abb. 1, 2, 5—9).

Grundzüge eines Planes zur Rettung der Schopfkasarka

Eine sehr seltene endemische Vogelart wie die Schopfkasarka ist in der gegenwärtigen Zeit zum Aussterben verurteilt, falls der Mensch sie nicht mit gezielten Schutzmaßnahmen davor bewahrt. Dies resultiert daraus, daß die heute sehr stark anwachsenden, anthropogenen Biotopveränderungen eine solche kleine Gesamtpopulation früher oder später tödlich treffen müssen. Die wachsende Ölverschmutzung der Überwinterungsgewässer könnte z. B. dafür ausreichend sein; falls das Brutareal geschlossen und sehr klein ist, könnten intensive Forstmaßnahmen, Urbanisierung und weiträumige Militärübungen oder -handlungen das Erlöschen des Bestandes verursachen. Die Notwendigkeit einer Rettungsaktion ist daher offensichtlich. Die wichtigere Frage lautet aber: wie soll sie durchgeführt werden?

Hier deren Grundzüge: (a) genauere Daten über den Bestand und die Verbreitung, insbesondere der Brutplätze, müßten ermittelt werden; (b) Schopfkasarkas müssen unter menschlicher Kontrolle vermehrt werden; (c) weitere Informationen über Lebensweise und ökologische Ansprüche des Vogels müssen gesammelt werden; (d) fachmännisch durchgeführte Versuche der Wiedereinbürgerung sollten unternommen werden; (e) der freilebenden Population muß angemessener Schutz gewährt werden.

Folgende Strategie sollte angewandt werden, um diese Ziele zu erreichen:

Institutionalisierung der Rettungsaktion. In den fünf in Frage kommenden Staaten (UdSSR, V.R. China, Koreanische Volksrepublik, Republik Korea und Japan) müßten jeweils unter dem Patronat der staatlichen Naturschutzbehörde Institutionen und Personen bestimmt werden, die alle Vollmachten zur Durchführung einer Rettungs- und Schutzaktion erhalten. Nach meiner Meinung sollte ein Zoologe bzw. Ornithologe mit Feldarbeit-Erfahrung, der an einem naturwissenschaftlichen Institut im potentiellen Vorkommensgebiet der Schopfkasarka arbeitet (z. B. Wladiwostok, Horbin oder Peking, Pyongyang, Seoul, Tokio bzw. Osaka) jeweils mit dieser Aufgabe betraut werden. Diese Koordinierungs- und Kontaktperson müßte stets (telefonisch, telegraphisch) erreichbar sein. Das Institut, in dem sie tätig ist, sollte in der Lage sein, materielle und technische Mittel zur Durchführung von Feldaktionen zur Verfügung zu stellen. Erfahrene zoologische Gärten sollten zur Mitarbeit gewonnen werden.

Faunistische Erkundung. Eine weit angelegte Suchaktion nach weiteren Nachweisen der Schopfkasarka sollte gestartet werden, und zwar sowohl in Brut- und Durchzugs- als auch in Überwinterungsgebieten. Ein Flugblatt (in russischer, koreanischer, chinesischer und japanischer Sprache) mit einer farbigen Abbildung des Männchens und Weibchens sowie einem entsprechenden Text sollte in einer Massenauflage gedruckt und einige Jahre lang gezielt unter Jägern, Fischern, Schülern, Lehrern etc. verteilt werden. Es muß versucht werden, die Suchaktion auch in staatlichen Grenzgebieten (-zonen) durchzuführen, z. B. durch Mitarbeit der entsprechenden Militärkommandeure und -einheiten (Patrouillenboote der Küstenwache, Grenzposten, die in potentiellen Brut- und Überwinterungsbiotopen liegen, Aufklärungsflugzeuge mit Fotoausrüstung etc.). Dies sind zwar alles etwas untypische Aufgaben für Armeen, die bereits anderenorts ihren Ruhm gesucht haben, ich bin aber sicher, daß ein ,,Schopfkasarka-Befehl'' ihnen keine Schande bereiten würde — im Gegenteil. Gezielte Kleinexpeditionen sollten nach Nestern der Schopfkasarka im potentiellen Brutgebiet suchen.

Verstärkt sollte gezielte Öffentlichkeitsarbeit durchgeführt werden: illustrierte Artikel in naturkundlichen, ornithologischen, Jagd- und Naturschutz-Zeitschriften, in der Tagespresse, in Fernsehen und Rundfunk etc.

Die Notwendigkeit einer solchen Suchaktion ist auch an anderen Stellen ausgesprochen worden, z. B. heißt es in dem ''Red Data Book of USSR'' (Borodin 1978: 95): notwendig ist die ,,Organisation gezielter Aktionen zwecks Klärung [der Verbreitung] und Erforschung dieser Art''. In der Sowjetunion wurden bereits solche gezielten Aktionen durchgeführt (Labzjuk 1972), ihr Umfang war aber sehr begrenzt und ihre Zeitdauer viel zu kurz.

Juristischer Schutz. Sowohl auf nationaler als auch auf internationaler Ebene sollten juristische Schritte zur Sicherung des Bestandes der Schopfkasarka unternommen werden.

Seit einigen Jahren ist es in der Sowjetunion und in den beiden koreanischen Staaten verboten, diese Entenart zu bejagen (Borodin 1978: 95, Žirnow et al. 1978: 173—174, Won 1982: 38—50 sowie Kang Il Wan brieflich). Dieses Verbot sollte auch in den restlichen Staaten des potentiellen Vorkommensgebietes der Schopfkasarka eingeführt werden. Allerdings muß neben dem Jagdverbot auch eine intensive Aufklärung der Jäger über die Artmerkmale dieser Ente erfolgen. Darüber hinaus muß die Jägerschaft informiert werden, daß im Falle eines irrtümlichen Abschusses der Vogel dem koordinierenden Fachinstitut (s. unter ,,Institutionalisierung'') unbedingt überlassen werden muß.

Im Rahmen des internationalen Artenschutzes sind zwei Initiativen notwendig:

So schnell wie nur irgend möglich sollte die Artenliste der ,,Konvention zwischen den Regierungen der UdSSR und Japan über den Schutz wandernder

Vögel, vom Aussterben bedrohter Vögel sowie ihrer Lebensräume" um die Art „Nr. 46a — *Tadorna cristata*, Schopfkasarka" ergänzt werden. Artikel 2, Absatz b dieser Konvention sieht solche Änderungen vor, sie geschehen auf Vorschlag der kompetenten beratenden Stellen beider Regierungen (staatliche Naturschutz-Institute bzw. Behörden). Diese Ergänzung ist wichtig, da sie den Behörden beider Staaten die juristische Grundlage zur Finanzierung von Schutzaktionen, zur Ausweisung von Schutzgebieten, zum Einsatz gezielter Biotopschutzmaßnahmen bzw. zur Einschaltung staatlicher Stellen in die Such- und Schutzaktion liefern würde.

Nach dem Inkrafttreten des Bonner Übereinkommens über den Schutz wandernder Tierarten (u. a. Anonymus 1979, Erz 1981, Nowak 1982) sollte die Art *Tadorna cristata* in den Anhang I aufgenommen werden; die UdSSR, die V.R. China, die beiden koreanischen Staaten sowie Japan sollten dringend ersucht werden, dieser Konvention beizutreten.

Zuchtstationen. Bevor es zum Nestfund oder Fang von Schopfkasarkas kommt, sollten einige zoologische Gärten darauf vorbereitet sein, die Zucht dieser seltenen Vögel vorzunehmen. Wegen der politischen Verhältnisse im Areal der Schopfkasarka wäre es kaum möglich, eine zentrale Stelle für diesen Zweck einzurichten; folgender Vorschlag scheint aber realistisch zu sein: ein japanischer Zoo für das Gebiet Japans und Südkoreas; Zoo Peking für China und Nordkorea; Zoo Moskau und Tierpark Berlin-Friedrichsfelde (gute Flugverbindungen mit Wladiwostok) für den sowjetischen Fernen Osten bzw. auch für Nordkorea.

Diesen zoologischen Gärten sollte im voraus das gesamte Know-how über die Zuchterfahrung der *Tadorna*-Arten zur Verfügung gestellt werden (z. B. durch Studienaufenthalte im Wildfowl Trust in Slimbridge, England). Sie sollten auch stets entsprechende Zuchteinrichtungen für den Fall eines eventuellen Fundes der Schopfkasarka bereithalten.

Verfahren beim Fund des geeigneten Zuchtmaterials. Es sollte gezielt versucht werden, für Zuchtzwecke Eier der Schopfkasarka zu beschaffen (erwachsene Enten sind sehr schwer zu fangen, Küken würden den Transport kaum überstehen). Deshalb liegen die größten Erfolgschancen der Rettungsaktion im nördlichen Teil des Vorkommensgebietes (UdSSR, Nordostchina, Nordkorea). Beim Fund eines besetzten Nestes der Schopfkasarka sollten keine Kosten und Mühen gescheut werden, um einen Teil des Geleges behutsam zu einem für ein solches Zuchtvorhaben vorbereiteten zoologischen Garten zu bringen.

Wahrscheinlich wäre es sogar zweckdienlich, eine Belohnung für den Fund eines besetzten Schopfkasarka-Nestes auszusetzen (dabei sollte darauf hingewiesen werden, daß die Belohnung nur dann ausgehändigt wird, wenn der Finder nichts unternimmt, was der Ente schaden könnte).

Beim Fund eines Nestes sollte sofort das behördlich bevollmächtigte Institut benachrichtigt werden, um rasch und fachmännisch die Eier zu entnehmen und deren Transport zu einer der Zuchtstationen durchzuführen. Die Bereitstellung von Fahrzeugen, Personal, entsprechender Ausrüstung (u. a. transportabler Brutschrank mit Batterie-Strom, Gerät zur Eierentnahme aus tiefen Höhlen, ggf. auch Baumhöhlen), die Mitwirkung des Personals einer Fluggesellschaft bzw. Eisenbahnverwaltung sind Punkte, die im voraus im Rahmen eines ,,Alarmplanes'' überdacht und festgelegt werden sollten.

Zuchtarbeit. Falls es gelingen sollte, Eier (bzw. erwachsene Vögel) zu finden (bzw. zu fangen) und die Schopfkasarka in Gefangenschaft zu vermehren, sollte die Zucht möglichst schnell auf einige Zuchtstationen verteilt werden, um das Risiko des plötzlichen Todes aller Zuchttiere (Epizootie etc.) zu verringern. Die Anzahl der in Gefangenschaft gehaltenen Tiere muß auf einige hundert (am besten über tausend) anwachsen, bevor Freilassungen vorgenommen werden können. In dieser Zeit sollten Autökologie, Ethologie und Physiologie der Schopfkasarka untersucht werden.

Wiedereinbürgerung. Um den zweifellos sehr niedrigen Freilandbestand der Schopfkasarka zu stützen, sollte ein Teil der Zuchtvögel nach sorgfältiger Vorbereitung in geeigneten Biotopen des ursprünglichen Areals ausgesetzt werden. Einzelheiten dieser Aktion können allerdings erst ausgearbeitet werden, wenn Erkenntnisse über die Brutbiologie des Vogels vorliegen.

Arterhaltung durch Schaffung einer ,,Genbank'', Betreuung des Freilandbestandes und gezielter Biotopschutz. Um den Fortbestand der Art Schopfkasarka zu sichern, muß nach der Rettungsaktion eine gezielte, langfristig angelegte Schutzarbeit in dreierlei Richtung erfolgen:

die Ente sollte weiterhin in Gefangenschaft, und zwar in mehreren zoologischen Gärten, gehalten werden (,,Genbank'');

der Freilandbestand muß betreut werden (Sicherung der Brut-, Mauser- und Überwinterungsbiotope, Minderung des Jagddrucks, vielleicht auch der Prädatoren);

durch gezieltes Management sollten insbesondere Biotopengpässe beseitigt werden.

An die zuständigen Naturschutzbehörden der Sowjetunion, der Volksrepublik China, der Koreanischen Volksrepublik, der Republik Korea und Japans richte ich den Appell, so schnell wie möglich konkrete Schritte zur Verwirklichung des oben skizzierten Rettungsplanes zu ergreifen.

Ich hatte persönlich öfter Gelegenheit, die hier ausgeführten Gedanken mit kompetenten Persönlichkeiten zu diskutieren; sie fanden überall Zustimmung. So z. B. bei Borys N. Bogdanow, dem ehemaligen Chef der Obersten

Naturschutzbehörde der UdSSR; Dr. Ardelion A. Vinokurow, Mitarbeiter der Zentralen Forschungsanstalt für Naturschutz in Sadki bei Moskau; Witalij A. Nečajew, Biologisches Institut der Akademie der Wissenschaften aus Wladiwostok (im Namen aller dortigen Ornithologen); Prof. Tso-Hsin Cheng, Mitglied des Wissenschaftlichen Ausschusses der Academia Sinica; Kang Il Wan, Generalsekretär der Naturschutzvereinigung der KVDR in Pyongyang; Prof. Pyong-Oh Won, Kyung Hee Universität in Seoul; Noritaka Ichida, Administrator des Japanischen IWRB-Komitees; Dr. Wolfgang Grummt, Kurator für Vögel des Tierparks Berlin-Friedrichsfelde. Das Internationale Büro für Wasservogelforschung mit Sitz in England (Direktor: Prof. G.V.T. Matthews) ist bereit, die Schirmherrschaft für diese Aktion zu übernehmen.

Danksagung

Das Zustandekommen der vorliegenden Arbeit wäre ohne die Hilfe zahlreicher Personen im In- und Ausland nicht möglich gewesen. Es waren u. a.: Dr. Jon Fjieldsa und Geert Brovad aus Kopenhagen, Mike Smart aus Slimbridge, Noritaka Ichida aus Tokio, Keisuke Kobayashi aus Kobe, Manabu T. Abé aus Ibaraki, Witalij I. Labzjuk aus Wladiwostok, Prof. T.N. Gagina aus Irkutsk, Prof. Tso-Hsin Cheng aus Peking und Prof. Pyong-Oh Won aus Seoul. Die Herren Kurt Opiolka und Takeshi Miyao aus der Japanischen Botschaft in Bonn sowie Herr Jun Soo Jin aus Köln übersetzten für mich japanische und koreanische Texte. Mein Institutskollege Klaus-Peter Zsivanovits ermittelte zusammen mit mir die ,,Feldkennzeichen'' der Schopfkasarka und zeichnete sie. Gabriele Hohmann und meine Frau halfen mir beim Redigieren des Textes. Ihnen allen danke ich herzlich für ihre Mitwirkung.

Der Maler und Ornithologe Jerzy Desselberger aus Warschau hat damit begonnen, eine farbige ,,Rekonstruktion'' der Schopfkasarka zu malen, sie sollte hier als Farbtafel erscheinen. Leider ist infolge der gegenwärtigen politischen Lage in Polen der Kontakt zu dem Künstler unterbrochen, sein Werk wird später an anderer Stelle veröffentlicht werden.

Zusammenfassung

Durch Zusammenstellung aller bisher verfügbaren Daten über die Schopfkasarka (*Tadorna cristata*) wird belegt, daß es sich hier um eine selbständige Art (keinen Bastard) handelt, die in ihrem endemischen Areal in Ostasien als ein Relikt der Eiszeit zweifelsfrei noch heute leben muß. Der Autor begründet dies u. a. mit der Aufzählung von etwa 17 Nachweisen der Schopfkasarka, die alle auf einen niedrigen Bestand dieser Vogelart bereits seit etwa 300 Jahren hinweisen. Der letzte Nachweis (3 Vögel, am 16. Mai 1964) gilt als gesichert.

Vermutungen über Biologie und Ökologie des Vogels werden ausgesprochen, u. a., daß die Schopfkasarka große Brutreviere in Gebirgswäldern bewohnt, wo sie möglicherweise in Baumhöhlen brütet. Das potentielle Brutareal liegt wahrscheinlich im sowjetischen Fernen Osten, vielleicht auch in Nordkorea und Nordostchina.

Ein Rettungsplan zur Arterhaltung wird skizziert, da eine so seltene Art unter dem Druck anthropogener Einflüsse sonst zum Aussterben verurteilt wäre: Suchaktion, gesetzlicher Schutz, Zucht in Gefangenschaft, Wiedereinbürgerung, aktive Betreuung des Bestandes. An die zuständigen Naturschutzbehörden der fünf Staaten des potentiellen Vorkommensgebietes (UdSSR, VR China, die beiden koreanischen Staaten, Japan) wird appelliert, diesen Rettungsplan zu verwirklichen.

Summary

Compilation of all relevant data available has shown that the Crested Shelduck (*Tadorna cristata*) is a distinct species (not a hybrid). This glacial relict is still living in a restricted range in East Asia; the author is substantiating this chiefly by listing about 17 records of the Crested Shelduck, that all indicate rarity of this species over about 300 years. The latest record (3 birds, May 16, 1964) is absolutely certain.

Presumptions concerning biology and ecology of this bird are discussed; the author is of the opinion that the Crested Shelduck inhabits large breeding sites in the mountain woodlands, where it possibly breeds in hollow trees. The potential breeding range is situated in the far east of the Soviet Union, perhaps also in North Korea and North East China.

Such a rare species would normally be condemned to extinction under the pressures of anthropogenous influences. A saving project for this species therefore is outlined: searching of breeding sites, legal protection, breeding in captivity, reintroduction, effective care and control of stock. An appeal is made to the competent nature conservation authorities of the five countries of the potential ranges (USSR, People's Republic of China, both Korean States, Japan) to realize this conservation programme.

Literatur

Anonymus (ca. 1750): Kaumon Kimpu (Beschreibungen von Vögeln).
Anonymus (1979): The Bonn Convention concluded. — Envir. Policy 5 (3): 138—140 (Konventionstext s. S. 156—160).
Austin, O.L.jr. (1948): Birds of Korea. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 101 (1): 1—301.
— (1949): Waterfowl of Japan. — NRS-Report No. 118: 108 pp. — Natural Resource Section, GHO, SCAP, Tokio.
— & N. Kuroda (1953): The birds of Japan. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 109 (4): 277—638.
Borodin, A.M. (Herausgeber) (1978): Red data book of USSR. Rare and endangered species of animals and plants. — 460 pp. — Lesnaja Prom., Moscow.
Brzęk, G. (1959): The golden age of Polish ornithology. — Serie ,,Memorabilia Zoologica'' No. 3: 176 pp. — Ossolineum, Wrocław & Warszawa.
Cheng, Tso-Hsin (1976): Distributional list of Chinese birds. — 1218 pp. — Academia Sinica, Peking.
Cramp, S., K.E.L Simmons et al. (1977): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of the Western Palearctic. Vol. 1. — 722 pp. — RSPB & University Press, Oxford.
Curry-Lindahl, K. (1972): Let them live. — 394 pp. — Morrow, New York.

Delacour, J., & P. Scott (1954): The waterfowl of the world. Vol. 1. — 284 pp. — Country Life, London. (1974 ist eine zweite, unveränderte Ausgabe des Werkes im Verlag ''Hemlyn-Group'' erschienen.)

Dementjew, G.P., & N.A. Gladkow (Herausgeber) (1952): Pticy Sowjetskogo Sojuza. Band 4. — 640 pp. — Sowjetskaja Nauka, Moskwa. (Das Werk ist 1967 auch in englischer Sprache im Verlag des Israel Program for Scientific Translations in Jerusalem erschienen.)

Erz, W. (Herausgeber) (1981): Schutz wandernder Tierarten. Internationale Rechtsgrundlagen — Forschungsergebnisse — Öffentlichkeitsbewußtsein. — Reihe „Naturschutz aktuell'' Nr. 5: 116 pp. — Kilda, Greven.

Fisher, J., N. Simon & J. Vincent (1969): The Red Book. — 368 pp. — Collins, London.

Gebhardt, L. (1964): Die Ornithologen Mitteleuropas. — 404 pp. — Brühl, Gießen.

Gore, M.E.J., & Wong Pyong-Oh (1971): The birds of Korea. — 450 pp. — Royal Asiatic Society etc., Seoul & Tokio.

Gray, A.P. (1958): Bird hybrids. — 390 pp. — Commonwealth Agricultural Bureaux, Bucks.

Hartert, E. (1903—1923): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bände 1—3 + Nachtr. I. — 2328 + 92 pp.. — Friedländer, Berlin.

Iwanow, A.N. (1976): Katalog ptic SSSR. — 275 pp. — Nauka, Leningrad.

—, E.W. Kozlowa, L.A. Portenko & A.J. Tugarinow (1951): Pticy SSSR. Band 1. — 282 pp. — Akad. Nauk SSSR, Moskwa & Leningrad.

— & B.K. Stegman (1978): Kratkij opredelitel ptic SSSR. — 560 pp. — Nauka, Leningrad.

Johnsgard, P.A. (1965): Handbook of waterfowl behavior. — 378 pp. — Cornell University Press, Ithaca & New York.

King, W.B. (1979): Red data book. Aves. Vol. 2. — Loseblattsammlung. — IUCN, Morges.

Kobayashi, K. (1979): Note on the Crested Sheldrake (*Tadorna cristata*). — The review of pheasant and waterfowl of the world (in Japanese) 12 (1): 3. — Pheasant and Waterfowl Society of Japan.

Kolbe, H. (1972): Die Entenvögel der Welt. — 515 pp. — Neumann, Radebeul.

Kuroda, N. (1917): On one new genus and three new species of birds from Corea and Tsushima. — Tori 1 (5): 1—6.

— (1920): Kammuritsukushi-gamo no Shiyu ni tsuite (On the sexual differences of *Pseudotadorna cristata* Kuroda). — Tori 2 (9): 239—242.

— (1924): On a third specimen of rare *Pseudotadorna cristata* Kuroda. — Tori 4 (18): 171—184 + 1 col. pl.

— (1940): Kammuritsukushigamo Hakodate nite hokaku no kokiroku (Ein alter Bericht über Schopfenten, die in Hakodate gefangen wurden). — Tori 10 (50): 739—741.

Kuroda, Y. (1953): On migrations and habit of certain Korean birds. — Tori 13 (62): 29—35.

Labzjuk, W.I. (1972): Chochlataja pjeganka w južnom Primorje. — Ornitologia (Moskwa) 10: 356—357.

— & J.N. Nazarow (1967): O redkich i nowych pticach južnogo Primorja. — Ornithologia (Moskwa) 8: 363—364.

Nowak, E. (1982): Die Bonner Konvention. — Natur und Landschaft 57 (3): 89—92.

Ornithological Society of Japan (1942, 1958): A hand list of the Japanese birds. 3rd resp. 4th edition. — 264 pp. — Imperial University resp. Yamashina Institute, Tokio.

— (1974): Check-list of Japanese birds. — 364 pp. — Ornithological Society of Japan, Tokio.

Peters, J.L., & (Editors) E. Mayr, G.W. Cottrell (1979): Check-list of birds of the world. Vol. 1 (2nd edition). — 548 pp. — Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass.

Phillips, J.C. (1922): The natural history of the ducks. Vol. 1. — 264 pp. — Houghton Mifflin, Boston. (Das insgesamt vierbändige Werk ist auch im Verlag Langmans, Green & Co. in London, hier allerdings ab 1923, erschienen.)

Przewalskij, N.M. (1870): Putešestvije w Ussurijskom kraje 1867—1869 g.g. (Reisen im Ussuri-Land in den Jahren 1867—1869). — 298 pp. — St. Petersburg. (1947 ist das Buch in 2. Auflage erschienen.)

Ranzan, Ono (1803): Honzo Komoku Keimo (Pflanzen- und Tierenzyklopädie).

Rotschild, Lord (1920): Exhibition of books and pictures. — Bull. Brit. Orn. Club 40: 147.

Schrenck, L.G. (1860): Reisen und Forschungen im Amur-Lande in den Jahren 1854—1856. Vol. I: Vögel des Amur-Landes. — 567 pp. — St. Petersburg.

Sclater, P.L. (1890): . . . a very singular duck, apparently of the genus *Tadorna*. — Proc. zool. Soc. London Jg. 1890: 1—2 + col. pl. No. 1.

Stepanjan, L.S. (1975): Sostaw i raspredelenje ptic fauny SSSR (Non-Passeriformes). — 372 pp. — Nauka, Moskwa.

Stresemann, E. (1951): Die Entwicklung der Ornithologie von Aristoteles bis zur Gegenwart. — 432 pp. — Peters, Berlin.

Taczanowski, L. (1875): Verzeichnis der Vögel, welche durch die Herren Dybowski und Godlewski an der Ussurimündung gesammelt wurden. — J. Orn. 23 (3): 241—257.

— (1876): Verzeichnis der Vögel, welche . . . an den Küsten des Japanischen Meeres . . . gesammelt und beobachtet worden sind. — J. Orn. 24 (3): 189—203.

— (1881): Bericht über die ornithologische Fauna der Insel Askold. — J. Orn. 29 (2): 177—188.

— (1891, 1893): Fauna ornithologique de la Sibérie Orientale. — Mémoires Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg (7) 39: 1—684 (1891), 685—1278 + I—VIII (1893).

Taka-Tsukasa, N. (1925): On a specimen of *Pseudotadorna cristata* from Vladivostok. — Tori 4 (20): 358—361 (in japanischer Sprache).

— & M.U. Hachisuka (1925): A contribution to Japanese ornithology. — Ibis (12) 1: 898—908.

Uchida, S. (1918): Kammuritsukushi-gamo ni tsuite (On *Pseudotadorna cristata* Kuroda). — Tori 2 (6): 6—8.

Vaurie, Ch. (1965): The birds of the Palearctic fauna. A systematic reference. Non-Passeriformes. — 764 pp. — Witherby, London.

Vincent, J. (1966, z.T. in späteren Jahren ergänzt): Red data book. Aves. Vol. 2. — Loseblattsammlung. — IUCN, Lausanne.

— (1966a): List of birds either known or thought to have become extinct since 1600. — Addendum zu Vincent (1966): Red data book, Aves, Vol. 2. — 22 pp. — (Die erste kürzere Version der Liste ist als ,,Special Supplement to IUCN Bulletin No. 16/1965'' erschienen.)

Voous, K.H. (1978): List of recent Holarctic bird species. — Sonderdruck aus ,,Ibis''. — 86 pp. — Academic Press, London.

Witherby, H.F. (1924): The two-hundred-and-eighty-eighth Meeting of the Club . . . — Bull. Br. Orn. Club 45: 43—48.

Wolters, H.E. (1976): Die Vögel der Erde. Lfg. 2. — pp. 81—160. — Parey, Hamburg & Berlin.

Won, Hong-ko (1956): Verbreitung der Vögel Koreas und ihre wirtschaftliche Bedeutung. — 247 S. — Pyongyang (in koreanischer Sprache).

— (1964): Beschreibungen der koreanischen Vögel und deren Farbabbildungen. Band Non-Passerines. — Pyongyang (in koreanischer Sprache).

Won, Pyong-Oh (1975): Rare and endangered species of birds and mammals in Korea. — Cons. Nature and Nat. Res. Nr. 9: 2—28.

— (1979): Nature conservation in Korea. — Theses Collection, Kyung Hee Univ. Seoul 9: 501—516.

— (1981a): Avifauna. (No. 52, *Tadorna cristata,* auf S. 434—446 und Abb. 52 a—d auf Tafel 38). — In: The illustrated flora and fauna of Korea, Vol. 25, 1126 pp. (in koreanischer Sprache). — Ministry of Education, Seoul.

— (1981b): Rare and endangered species of animals and plants of the Republic of Korea (in koreanischer Sprache). — 293 pp. — Korean Ass. Conservation of Nature, Seoul.

— (1982): Fauna. — In: Handbook of Korea, 38—50. — Korean Overseas Information Service, Seoul.

Worobjew, K.A. (1954): Pticy Ussurijskogo Kraja. — 360 pp. — Akad. Nauk SSSR., Moskwa. (Eine englische Fassung wurde als Schreibmaschinen-Manuskript ohne Angabe des Herausgebers hergestellt; u. a. besitzt das Museum A. Koenig in Bonn ein solches Exemplar.)

Yamashina Istitute for Ornithology (Editor) (1975): Kono Tori o Mamoro (Schütze diese Vögel). — 285 pp. — Kasumi-Keikan, Tokio.

Yamashina, Y. (1974): Bird in Japan (2nd edition). — 266 pp. — News Service, Tokio.

Žirnow, L.W., A.A. Vinokurow & W.A. Byčkow (1975): Redkije mlekopitajuščije pticy i ich ochrana w SSSR. — 84 pp. — Min. Selsk. Chos., Moskwa.

—, — & — (1978): Redkije i isčezajuščije životnyje SSSR — mlekopitajuščije i pticy. — 304 pp. — Lesnaja Prom., Moskwa.

Anschrift des Verfassers: Dr. Eugeniusz Nowak, Institut für Naturschutz und Tierökologie der BFANL, Konstantinstr. 110, D-5300 Bonn 2.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Torpor in hummingbirds

by

K.-L. SCHUCHMANN, K. KRÜGER and R. PRINZINGER

The phenomenon of precisely regulated metabolism in trochilids has been fairly well documented (e.g. Carpenter 1974, French & Hodges 1959, Hainsworth et al. 1977, Wolf & Hainsworth 1972). In these studies torpor, an extreme reduction of body temperature and metabolism, has often been observed experimentally when the bird (a) was exposed to cold and (b) could not gain its daily energy requirements. According to these previous investigations torpor should occur only in a state of emergency.

In this study, however, we demonstrate that torpor can be observed in all hummingbird species (n = 18) tested independent of any given ambient temperature (T_a: 5 °, 10 °, 15 °, 20 °, 25 ° C) and at a constant food supply with artificial nectar (see Schuchmann 1979). The species under observation varied in mean body mass from 2.7 g to 17.5 g. Gaseous metabolism was measured in a plastic chamber in an open flow system (flow rate 20 l/h) with a Hartmann & Braun paramagnetic O_2-analyser (Magnos 2T, accuracy ± 0.1 % O_2) and an infra-red CO_2-analyser (Uras 2T, accuracy ± 0.1 % CO_2) continuously over 5 days for each species and 24 h at each ambient temperature. All hummingbirds tested were collected in different climatical and altitudinal Central- and South-American habitats by K.-L.S. They had moulted while in captivity and were in excellent health condition. During the experiments (LD 12:12) artificial nectar was constantly available to all birds. Because of the delicate handling of these small sized birds, body temperature (T_b) during torpor was not measured cloacally but axillarily under the wing with a digital thermometer (Testotherm KG). For further methodical details see Krüger et al. (in print).

Our results reveal that all hummingbirds tested are capable of undergoing torpor regularly. They reduced their energy expenditure by lowering metabolism up to 95 % every night independent of ambient temperature (see Table 1). During torpor T_b varied from 18 ° C to 20 ° C. Recent comparative studies on torpid mousebirds (Coliidae) concluded that a T_b of 18 ° C must be maintained to secure proper endogenous physiological functions. A further decrease would be lethal (Prinzinger et al. 1981).

In Fig. 1 A and 1 B, daily rhythm of metabolism is shown for a Purple-throated Carib (*Eulampis jugularis*) and a White-bellied Woodstar (*Acestrura mulsant*). As expected O_2-consumption is greater during the day-time due to the bird's activity. Metabolism was drastically reduced at the beginning of the dark period. These observations imply that torpor is a normal part of daily rhythm and is controlled by an endogenous mechanism rather than by external factors e.g. low ambient temperatures or shortage of food.

Torpor occurred mostly in the second part of the night and O_2-consumption was elevated again shortly before the following light period. In a previous stu-

Table 1: Metabolism during torpor in % of mean activity metabolism (measured in light, food ad libitum). Body mass and sex of species is given in parenthesis. Symbols signify: // = no measurements, — = no sign of torpor observed.

Species	Ambient-Temperature				
	5 ° C	10 ° C	15 ° C	20 ° C	25 ° C
Ocreatus underwoodii (2,7 g, ♀)	//	8,4	6,0	7,3	—
Chlorostilbon mellisugus (2,9 g, ♂)	14,4	11,9	6,0	5,4	6,1
Orthorhyncus cristatus (2,9 g, ♂)	17,9	16,9	12,3	5,5	16,8
Orthorhyncus cristatus 2,9 g, ♂)	//	19,5	—	8,0	22,7
Archilochus alexandri (2,9 g, ♂)	—	10,2	—	//	//
Archilochus alexandri (3,2 g, ♀)	//	8,5	—	—	—
Acestrura mulsant (3,3 g, ♀)	—	6,2	9,8	6,2	8,1
Urosticte benjamini (3,9 g, ♀)	—	—	—	5,3	—
Trochilus scitulus (4,0 g, ♀)	21,1	12,4	5,7	6,6	19,9
Chrysuronia oenone (5,0 g, ♂)	13,1	9,4	11,2	8,4	22,5
Hybrid *Trochilus scitulus* x *Thalurania furcata* (5,0 g, ♂)	12,4	3,4	6,9	—	—
Florisuga mellivora (6,0 g, ♂)	//	14,9	4,9	//	//
Aglaeactis cupripennis (7,2 g, ♀)	2,8	2,6	3,3	17,9	26,3
Boissonneaua matthewsii (7,2 g, ♀)	10,5	—	—	—	—
Anthracothorax nigricollis (7,7 g, ♀)	—	—	12,9	—	—
Eugenes fulgens (7,9 g, ♂)	14,6	13,5	8,5	15,8	28,8

Table 1 (cont'd)

Species	Ambient-Temperature 5 ° C	10 ° C	15 ° C	20 ° C	25 ° C
Lampornis clemenciae (8,0 g, ♂)	//	//	2,1	13,5	7,1
Lampornis clemenciae (8,3 g, ♂)	10,7	—	—	18,9	29,1
Oreotrochilus estella 8,5 g, ♂)	9,1	2,6	5,5	11,6	27,6
Oreotrochilus estella (8,9 g, ♂)	7,1	7,9	5,3	16,9	28,6
Eulampis jugularis (9,5 g, ♂)	20,2	8,1	3,5	—	39,7
Patagona gigas (17,5 g, ♀)	21,7	7,0	—	18,8	41,6

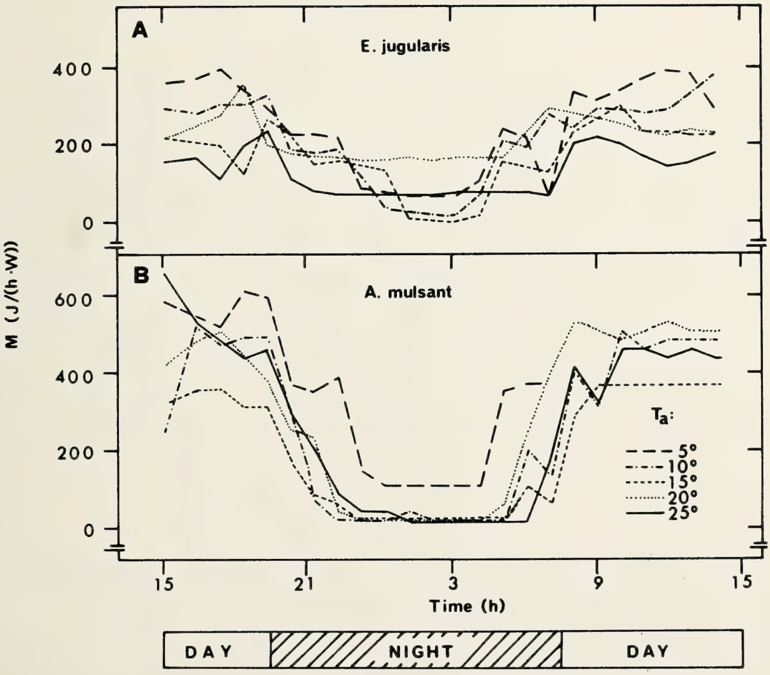


Fig. 1: Metabolism M [J/(h x W)] as a function of time at 5 different ambient temperatures (T_a). A. Purple-throated Carib (*Eulampis jugularis*, body mass 9.5 g), B. White-bellied Woodstar (*Acestrura mulsant*, body mass 3.3 g).

dy Carpenter (1976) observed torpor frequently in free living and captive Andean Hillstars (*Oreotrochilus estella*) at all ambient temperatures from 0 ° C to 30 ° C. This observation corresponds to our findings with 18 species of hummingbirds from tropical and subtropical regions. All showed the physiological capabilitiy of torpor at any given ambient temperature.

Calculations based on measurements of the caloric intake of hummingbirds under laboratory conditions revealed that the net energy gain for the night varies from 4000 to 8000 J depending on species-specific body mass (Schuchmann et al. 1979, Schuchmann & Jakob 1981). These energetical estimates are very close to the critical value of energetic requirements needed during the night when no food is consumed. This is true, however, only for the assumption that a constant body temperature of about 39 ° C is maintained. In the light of our findings the energy savings in torpor exceed 40 % of the total energy storage by simply reducing body temperature and metabolism. An even less positive energy balance could be largely compensated by such a physiological regulation pattern. We therefore assume that torpor as a means of energy saving has a much broader ecological significance for the energy balance of hummingbirds and does not occur only in a state of emergency.

Zusammenfassung

Stoffwechseluntersuchungen an 18 Kolibriarten aus unterschiedlichsten Klimaten und Lebensräumen Mittel- und Südamerikas ergaben, daß alle Versuchstiere, unabhängig von der getesteten Umgebungstemperatur (5 ° C, 10 ° C, 15 ° C, 20 ° C, 25 ° C), torpide wurden. Exemplarisch wurden die Tagesgänge des Stoffwechsels bei *Eulampis jugularis* und *Acestrura mulsant* bei verschiedenen Umgebungstemperaturen vorgestellt. Während der Nacht sank die Stoffwechselrate extrem gegenüber den Tageswerten ab (bis 95 %). Die Körpertemperatur im Torpor schwankte zwischen 18 ° C und 20 ° C. Da Torpor jede Nacht auftrat, wird bei diesen Vögeln ein endogener Stoffwechsel-Rhythmus vermutet. Während des starreähnlichen Zustandes wurden die Körpertemperatur und der Stoffwechsel aktiv an einer unteren Grenze geregelt. Dadurch war es den Trochiliden möglich, während der Nacht ihren Energieverbrauch erheblich zu reduzieren, um so diese lange Hungerphase zu überstehen. Nach diesen Untersuchungen muß davon ausgegangen werden, daß Torpor eine weitreichendere energetische und ökologische Funktion hat, als bisher angenommen wurde.

References

Carpenter, F.L. (1974): Torpor in an Andean hummingbird: Its ecological significance. — Science 183: 545—547.

— (1976): Ecology and evolution of an Andean hummingbird (*Oreotrochilus estella*). — Univ. Calif. Publ. Zool., Vol. 106, Los Angeles.

French, N.R., & R.W. Hodges (1959): Torpiditiy in cave-roosting hummingbirds. — Condor 61: 223.

Hainsworth, F.R., B.G. Collins & L.L. Wolf (1977): The function of torpor in hummingbirds. — Physiol. Zool. 50: 215—222.

Krüger, K., R. Prinzinger & K.-L. Schuchmann (in print): Torpor and metabolism in hummingbirds. — Comp. Biochem. Physiol.

Prinzinger, R., R. Göppel, A. Lorenz & E. Kulzer (1981): Body temperature and metabolism in the Red-backed Mousebird (*Colius castanotus*) during fasting and torpor. — Comp. Biochem. Physiol. 69 A: 689—692.

Schuchmann, K.-L. (1979): Kolibris — Haltung und Pflege. — Frankfurt/M.

—, D. Schmidt-Marloh & H. Bell (1979): Energetische Untersuchungen bei einer tropischen Kolibriart (*Amazilia tzacatl*). — J. Orn. 120: 78—85.

— & H. Jakob (1981): Energiehaushalt tropischer Trochiliden. — Ökol. Vögel 3: 281—306.

Wolf, L.L., & F.R. Hainsworth (1972): Environmental influence on regulated body temperature in torpid hummingbirds. — Comp. Biochem. Physiol. 41 A: 167—173.

Addresses of the authors: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1 (K.-L. S.); Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1 (K. K.); Institut für Zoophysiologie, Universität Tübingen, D-7400 Tübingen 1 (R. P.).

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Zur Systematik einiger Passeres aus Kamerun

von

HANS EDMUND WOLTERS

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Obschon nicht zuletzt durch die Tätigkeit unseres Jubilars, vor allem durch seine beiden großen Arbeiten über die Wirbeltiere Kameruns (Eisentraut 1963, 1968), die Vogelwelt dieses Gebietes recht gut bekannt ist, so bleibt für den Systematiker doch noch eine Anzahl der Lösung harrender Fragen, die sich mehr noch als aus der geographischen Variation der Arten aus ihren zu klärenden verwandtschaftlichen Beziehungen ergeben. Das ist freilich nicht verwunderlich, gibt es doch solcher Fragen noch mehr als genug selbst in der seit langem besser bekannten Avifauna Europas, wenn sie hier heute auch nur verhältnismäßig selten diskutiert werden, vielleicht aus Furcht vor sich möglicherweise aus solcher Diskussion ergebenden unbequemen Folgerungen für Klassifikation und Nomenklatur. Befürchtungen dieser Art spielen für den mit der Systematik afrotropischer (aethiopischer) Vögel befaßten Ornithologen eine weitaus geringere Rolle, obwohl die neuerdings weit verbreitete Anlehnung an die gewiß verdienstliche, aber doch in ihrer Systematik sicher nicht voll befriedigende Liste der Vögel der afrotropischen Region von White (1960—1965) zu einer ungesunden Konformität verleitet hat, die zu stören manchem Autor inopportun erscheinen mag. Ohne solche Rücksichtnahme sollen im Folgenden die verwandtschaftlichen Beziehungen einiger in Kamerun (und darüber hinaus) verbreiteter Vogelarten und -artengruppen aus den Familien Muscicapidae und Estrildidae besprochen werden.

1. Zur Systematik der *Cossypha*-Gattungsgruppe (Muscicapidae)

Die Rötel der Gattung *Cossypha* Vigors, 1825 und einer Reihe verwandter Gattungen und Untergattungen (*Stiphrornis* Hartlaub, 1855, *Cossyphicula* Grote, 1934, *Sheppardia* Haagner, 1909, *Gabelatrix* Clancey, 1977, *Dryocichloides* Irwin & Clancey, 1974, *Caffrornis* Roberts, 1922, *Dessonornis* Smith, 1836, *Xenocopsychus* Hartert, 1907, wahrscheinlich auch *Pogonocichla* Cabanis, 1847, *Swynnertonia* Roberts, 1922 und *Alethe* Cassin, 1859) bilden eine für das afrotropische Faunengebiet höchst charakteristische endemische Singvogelgruppe, die außerhalb dieses Gebietes nicht einmal auf Madagaskar vertreten ist und jenseits seiner Grenzen ihren nächsten Verwandten im nordafrikanischen Diademrotschwanz, *Diplootocus moussieri* (Olphe-Galliard, 1852), zu haben scheint, einen von den kleineren Arten der *Cossypha*-Gruppe hauptsächlich durch seinen Sexualdimorphismus unterschiedenen Vogel, der jene durch Struktur, Gefiederzeichnung und -färbung und Lebensweise einerseits mit den echten Rotschwänzen der Gattungen *Phoenicuropsis*, *Phoenicurus*, *Dorisornis* und *Adelura* (an die sich wieder Gattungen wie *Tarsiger* und *Ianthia* anschließen lassen), andererseits diese mit den Wiesenschmätzern der Gattung *Saxicola* verbindet.

Über die Abgrenzung der Gattungen innerhalb der *Cossypha*-Gruppe gehen die Meinungen der Autoren weit auseinander. Zuletzt haben sich Irwin & Clancey (1974) um eine natürliche Bündelung der Arten bemüht, wobei sie angesichts der großen Variabilität in strukturellen Merkmalen besonderes Gewicht auf die Zeichnung des Schwanzes gelegt haben (Schwanz ,,patterned'', d. h. mit Rotschwanzzeichnung: rostrot mit dunklen Mittelfedern, evtl. dunkler Endbinde; Schwanz ,,unpatterned'', d. h. einfarbig rostfarben, braun oder grau). Sie stellten in ihrer Arbeit für *,,Alethe'' = ,,Dessonornis'' = ,,Cossypha'' anomala* ein u. a. durch die einfarbigen Steuerfedern gekennzeichnetes neues Genus *Dryocichloides* auf, zu dem sie neben anderen Arten auch *,,Cossypha'' isabellae* Gray, 1862 aus Kamerun rechneten. Nun besitzt aber *,,C.'' isabellae* einen sehr deutlich gezeichneten (,,patterned'') Schwanz, der sogar durch eine dunkle Endbinde ausgezeichnet ist. Damit hat die auch durch geringere Schwanzlänge von *D. anomalus* unterschiedene Art in der Gattung *Dryocichloides*, wie Irwin & Clancey sie verstehen, keinen Platz. Sie ist aber auch in *Cossypha* nicht unterzubringen, mit der sie zwar durch das wie bei der *heuglini—semirufa—cyanocampter*-Artengruppe (Subgenus) gut ausgebildete weiße Superzilium eine gewisse Ähnlichkeit hat, von der sie sich aber durch den weit kürzeren Schwanz von weniger als zwei Dritteln der Flügellänge scharf unterscheidet. Ich schlage daher vor, *,,Cossypha'' isabellae* in einer eigenen Gattung unterzubringen, die den Namen ***Oreocossypha* gen. nov.** tragen möge, da sie, wie Eisentraut (1973: 207) bemerkt, vorzugsweise die obere Montanstufe bewohnt. Die typische Art der neuen Gattung ist *Cossypha isabellae* G.R. Gray, 1862, The Annals and Magazine of Natural History . . . (3) 10: 443.

Soweit das gegenwärtig zu überschauen ist, bleibt die Gattung monotypisch. Nächstverwandt ist ihr wohl nicht *Cossypha* Vigors (typische Art *C. dichroa*), deren Arten alle erheblich langschwänziger sind, sondern *Cossyphicula roberti* (Alexander, 1903) (Gattung *Cossyphicula* Grote, 1934), die ebenfalls kurzen Schwanz mit Rotschwanzzeichnung besitzt, aber noch breiteren Schnabel mit starken Borsten sowie kürzere und schwächere Füße hat in Anpassung an ihre mehr fliegenschnäpperartige Lebensweise; überdies ist bei *Cossyphicula* das weiße Superzilium zu einem kurzen Streif über dem Zügel reduziert. Ob sich an *Cossyphicula* die äußerlich ähnliche, aber noch kurzschwänzigere Gattung *Stiphrornis* Hartlaub, 1855 mit viel schmälerem Schnabel und ungezeichneten Steuerfedern als Schwestergruppe anschließen läßt, bleibe vorerst dahingestellt. Jedenfalls können das reduzierte Superzilium von *Cossyphicula* und *Stiphrornis* und der einfarbige Schwanz der letzteren Gattung als abgeleitete Merkmale angesehen werden, wenn wir *Diplootocus* mit sehr gut entwickeltem Überaugenstreif und deutlich gezeichneten Steuerfedern mit der *Cossypha*-Gruppe im weiteren Sinne auf einen gemeinsamen Vorfahr zurückzuführen.

Ein ähnlich wie bei *Diplootocus*-♂ und bei *Oreocossypha* gut entwickeltes weißes Superzilium finden wir auch bei *,,Dryocichloides'' poliopterus* und bei drei *Cossypha*-Arten (*cyanocampter*, *heuglini*, *semirufa*), die also innerhalb ihrer Genera wohl primitive Stadien der Entwicklung darstellen.

,,D.'' poliopterus (Reichenow, 1892) weicht von den drei genannten *Cossypha*-Arten, die zunächst sehr ähnlich erscheinen, durch den etwas kürzeren, ungezeichneten Schwanz und noch mehr durch den erheblich breiteren, stärker umborsteten Schnabel ab. Letzteres offenbar autapomorphe und nur parallel zur *Sheppardia*-Gruppe entwickelte Merkmal trennt die Art aber auch von *Dryocichloides* Irwin & Clancey, 1974 (typische Spezies *D. anomalus*); die Arten dieser Gattung haben kürzeren Schwanz und sind wohl nicht nächstverwandt mit *Cossypha*, sondern vermutlich die Schwestergruppe der recht aberranten Gattung *Alethe* Cassin, 1859. In der Schnabelform ähnelt *poliopterus* gewiß auch der Superspezies *poensis—bocagei* aus der *Sheppardia*-Gruppe, ist aber weit langschwänziger als *poensis* und entspricht in der Schwanzlänge in etwa der hier als abgeleitete Form angesehenen *bocagei*, und von beiden Arten der genannten Superspezies ist *poliopterus* durch das gut ausgebildete Superzilium unterschieden, was kaum zuläßt, sie von diesen abzuleiten. Trotz der abweichenden Schnabelgestalt ist es also am wahrscheinlichsten, daß *,,D.'' poliopterus* der Gattung *Cossypha* und vor allem deren weniger abgeleiteten Arten *semirufa*, *cyanocampter* und *heuglini* am nächsten steht. Sie hat sich aber in anderer Richtung als diese aus der gemeinsamen Wurzel fortentwickelt; in jedem Fall dürften der ungezeichnete Schwanz und der breitere Schnabel als abgeleitete Merkmale zu betrachten sein, während die gegenüber *Cossypha* geringere Schwanzlänge als ursprünglicheres Merkmal gelten kann. Auch Oatley (nach brieflicher Mitteilung an Hall & Moreau, 1970), einer der besten Kenner der *Cossypha*-Gruppe, hält *poliopterus* für eine typische *Cossypha*. Die Art sollte also wieder als *Cossypha polioptera* Reichenow, 1892, wenn auch als Vertreter eines monotypischen Subgenus, geführt werden. Die abweichende Schnabelform kann dafür kein Hindernis sein: gleichsinnige Unterschiede in der Schnabelform finden wir bei den beiden Allospezies *bocagei* und *poensis* in der *Sheppardia*-Gruppe und bei den vermutlich näher verwandten Genera *Cossyphicula* und *Stiphrornis*, auch bei *Pogonocichla* und *Swynnertonia*, die oft als kongenerisch angesehen werden.

Wie *Cossypha polioptera* wurden auch die beiden miteinander nahe verwandten, recht eigenartigen Spezies (vielleicht nur Subspezies) *„Alethe" montana* Reichenow, 1907 und *„A." lowei* Grant & M.-Praed, 1941 neuerdings zu *Dryocichloides* gestellt. Es ist aber wohl darüber noch nicht das letzte Wort gesprochen, ob damit den beiden ostafrikanischen Hochlandformen der richtige Platz im System angewiesen ist. Beide sind durch rostfarben-weißen Zügelfleck gekennzeichnet und ähneln in der Gefiederfärbung und -zeichnung in vieler Hinsicht der *Sheppardia*-Verwandten *Gabelatrix gabela* (Rand, 1957) (über die Stellung dieser Art nahe *Sheppardia* vgl. unten und Hall 1961, Clancey 1977), unterscheiden sich von dieser aber durch schmäleren Schnabel und lange, dünne Läufe, von *Dryocichloides* ebenfalls durch längere Läufe, etwas kürzeren Schwanz und abweichende Gefiederfärbung, vor allem durch das fehlende weiße Superzilium. So liefert der Vergleich der zur Verfügung stehenden äußeren Merkmale keinen eindeutigen Hinweis auf die nächsten Verwandten von *„Alethe" montana* und *lowei*, und allenfalls mag in Zukunft einmal ein solcher von neuen Untersuchungsmethoden, etwa von der von Sibley und Ahlquist in die Ornithologie eingeführten Methode der DNS-Hybridisation, zu erwarten sein. Generische Sonderung der beiden Arten wäre wohl angebracht, allein da mir gegenwärtig kein Material dieser Vögel zu eingehenderer Untersuchung zur Verfügung steht, verzichte ich auf die Aufstellung einer neuen Gattung und schlage vor, *„Alethe" montana* und *lowei* vorerst zu *Dryocichloides* zu stellen, wie es auch Irwin & Clancey (1974) tun, wobei für die beiden Arten aber ein besonderes Subgenus reserviert werden sollte.

Auch die Gattung *Alethe* Cassin, 1859 (Typus-Art *Napothera castanea* Cassin, 1857) ist in der Reihe der *Cossypha*-artigen Genera nicht leicht unterzubringen. Alle ihre Arten haben relativ kurze, kräftige Läufe mit vom *Cossypha*-Typ mehr oder weniger stark abweichender Gefiederfärbung und -zeichnung, sodaß ihre Verwandtschaft mit den hier besprochenen Gattungen sogar in Frage gestellt werden könnte: in der Tat erscheint es verständlich, daß man sie früher zeitweilig zu den Timaliinae rechnete, was natürlich angesichts des gefleckten Jugendkleides und der die Drossel- und Rötelverwandtschaft dokumentierenden Eigentümlichkeit der Syrinx (s. Ames 1975) längst als ein Irrtum erwiesen ist. Für das Wahrscheinlichste halte ich es, daß *Alethe* eine Schwestergattung zu *Dryocichloides* darstellt, mit *A. poliocephala* (Bonaparte, 1850), die durch ihr weißes Superzilium noch am meisten an *Dryocichloides* erinnert, als der am wenigsten abgeleiteten Art.

Schwierig hinsichtlich der richtigen, den stammesgeschichtlichen Verhältnissen, soweit diese sich erschließen lassen, entsprechenden Einordnung in das System ist auch die Superspezies *„Cossypha" poensis + bocagei*. Obwohl sich geographisch vertretend und nach Auffassung der meisten Autoren sehr nahe miteinander verwandt, vielfach sogar als konspezifisch, mindestens aber als Allospezies in einer Superspezies betrachtet, weichen die beiden Arten in ihren extremen Subspezies ganz erheblich voneinander ab, sowohl was die

Schwanzlänge als auch was die Schnabelform betrifft. Kurzen Schwanz wie *Oreocossypha isabellae* hat „*C.*" *poensis* (Alexander, 1903) (= *C. insulana* Grote, 1935; in der Gattung *Cossypha* wäre der Name *poensis* Alexander präokkupiert), die auch fliegenschnäpperartig breiten Schnabel hat; mittellangen Schwanz wie *Cossypha polioptera* und ziemlich schmalen Schnabel ähnlich wie die meisten *Cossypha*-Arten hat „*C.*" *bocagei* (Finsch & Hartlaub, 1870), die südlichere der beiden Arten. Bei beiden ist wie bei den in der Schnabelgestalt *poensis* sehr ähnlichen *Cossyphicula* und *Sheppardia* das weiße Superzilium zu einem Superaloralfleck reduziert, wie bei der letzteren Gattung der Schwanz ungezeichnet. Die beschriebene Merkmalskombination läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß wir es bei der Superspezies *poensis* + *bocagei* mit einer Schwestergruppe von *Sheppardia* Haagner, 1909 (Typus-Art *Sh. gunningi* Haagner) zu tun haben, mit der sie ohne weiteres generisch vereinigt werden könnte, wie es Oatley (1971) vorschlug und ich es in meiner Liste „Die Vogelarten der Erde" (Wolters 1975—1982) getan habe. Dem steht aber gegenüber, daß *Gabelatrix* Clancey, 1977 mit der einzigen Art *G. gabela* (Rand, 1957) offensichtlich *Sheppardia* noch näher verwandt ist (Hall 1961), diese Art aber, als Fliegenschnäpper beschrieben (*Muscicapa gabela* Rand, 1957, Fieldiana 39: 41), ihrerseits auch Beziehungen zu afrikanischen Fliegenschnäppern der Gattung *Alseonax* Cabanis, 1851 zu haben scheint, von denen sie nur der längere Lauf unterscheidet. Es muß jedenfalls die Wahrscheinlichkeit zugegeben werden, daß die grauen Fliegenschnäpper in Afrika und damit wohl auch die der Paläarktis sich von *Gabelatrix* verwandten Vorfahren herleiten lassen, und es entspricht ebenso der Vorsicht wie der Konsequenz, wenn darum *Gabelatrix*, zu der vielleicht auch *Sheppardia sharpei* (Shelley, 1903) gerechnet werden sollte, generisch von *Sheppardia* getrennt wird. Dann kann aber auch im Hinblick auf die Verwandtschaft von *Gabelatrix* mit den Fliegenschnäppern (*Alseonax*, *Hypodes*, *Myioparus*, *Arizelomyia*, *Hemichelidon* u. a., vielleicht auch *Muscicapa*) die als Schwestergruppe zu diesen allen und *Sheppardia* zu wertende und ihrerseits *Sheppardia* mit der Gattung *Cossyphicula* und über diese hinaus mit *Dryocichloides* und *Cossypha* verbindende Superspezies *poensis* + *bocagei* nicht in *Sheppardia* einbezogen werden, vielmehr wird ihre Trennung von dieser in einem besonderen Genus erforderlich. Da für ein solches noch kein Name vorhanden ist, sei es ***Prosheppardia* gen. nov.** genannt. Typische Art ist *Callene poensis* Alexander, 1903, Bulletin of the British Ornithologists' Club 13: 9; syn. *Cossypha insulana* Grote, 1935, Ornithologische Monatsberichte 43: 95. *Prosheppardia* ist am ähnlichsten *Sheppardia* Haagner, hat einen ähnlich wie bei dieser zu einem oft verdeckten Fleck über dem Auge oder der Zügelgegend reduzierten weißen Superziliarstreif, aber in der Art *P. poensis* noch breiteren Schnabel und in beiden Arten kräftigere Läufe; der Schwanz ist bei *P. poensis* kurz wie bei *Oreocossypha*, bei *P. bocagei* mittellang, bei beiden ohne Rotschwanzzeichnung; sowohl von *Oreocossypha* wie von *Dryocichloides* ist die Gattung durch fehlendes weißes Superzilium unter-

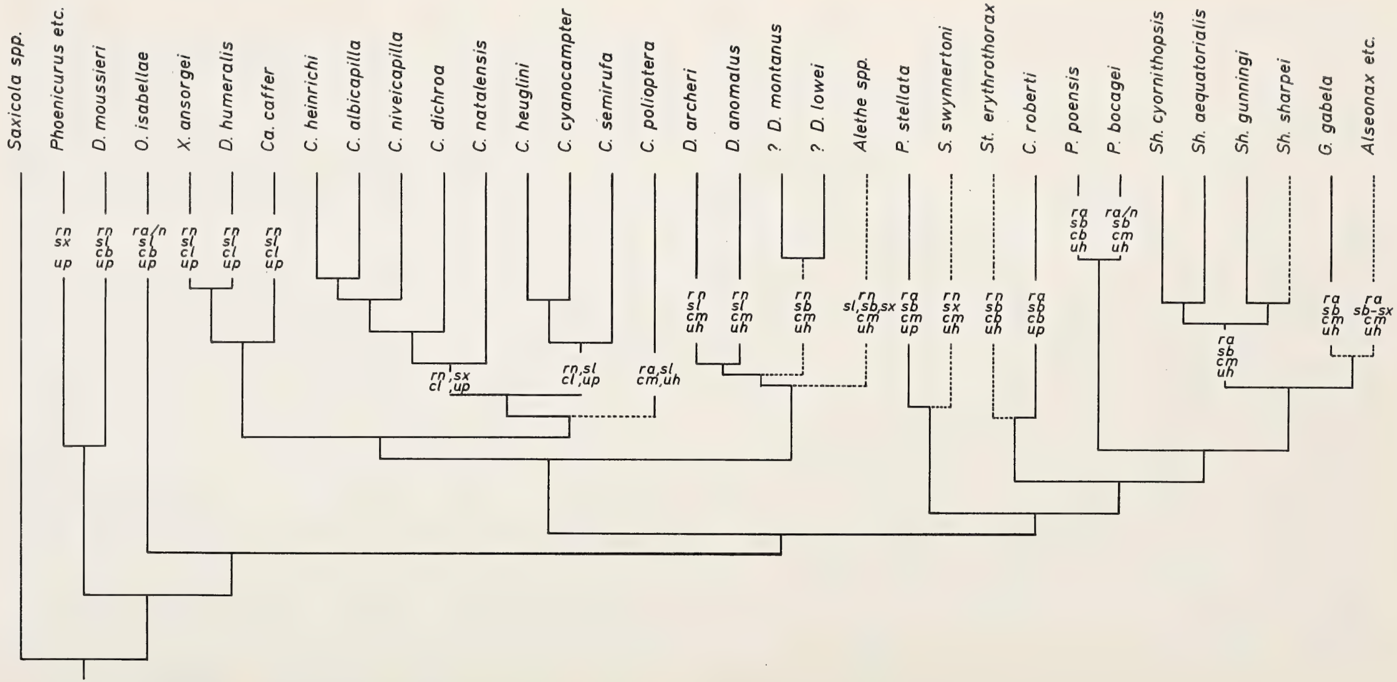

Saxicola spp.
Phoenicurus etc.
D. moussieri
O. isabellae
X. ansorgei
D. humeralis
Ca. caffer
C. heinrichi
C. albicapilla
C. niveicapilla
C. dichroa
C. natalensis
C. heuglini
C. cyanocampter
C. semirufa
C. polioptera
D. archeri
D. anomalus
? D. montanus
? D. lowei
Alethe spp.
P. stellata
S. swynnertoni
St. erythrothorax
C. roberti
P. poensis
P. bocagei
Sh. cyornithopsis
Sh. aequatorialis
Sh. gunningi
Sh. sharpei
G. gabela
Alseonax etc.
rn sx up
rn sl cb up
ra/n sl cb up
rn sl cl up
rn sl cl up
rn sl cl up
rn,sx cl,up
rn,sl cl,up
ra,sl cm,uh
rn sl cm uh
rn sl cm uh
rn sb cm uh
rn sl,sb,sx cm uh
ra sb cm up
rn sx cm uh
rn sb cb uh
ra sb cb up
ra sb cb uh
ra/n sb cm uh
ra sb cm uh
ra sb cm uh
ra sb-sx cm uh

Abb. 1: Phylogramm der Gattungen und Arten der *Cossypha*-Gattungsgruppe.
—— wahrscheinliche Verbindungen, - - - - fragliche Verbindungen; rn = schmaler Schnabel, ra = breiter Schnabel, sl = gut ausgebildeter weißer Superziliarstreif, sb = stark reduzierter weißer Superziliarstreif, sx = Superziliarstreif fehlt völlig, cl = Schwanz lang (fast flügellang oder länger), cm = Schwanz mittellang, cb = Schwanz kurz (deutlich kürzer als zwei Drittel der Flügellänge), up = Schwanz mit „Rotschwanzzeichnung", uh = Schwanz ungezeichnet (einfarbig).

schieden (*Dryocichloides montanus* und *D. lowei*, bei denen ebenfalls ein ausgebildeter Superziliarstreif fehlt, haben schmäleren Schnabel und ganz andere Gefiederfärbung), ferner durch kürzere Läufe und von ersterer dazu durch fehlende Schwanzzeichnung.

Im Gegensatz zu den im Vorstehenden besprochenen Arten und Artengruppen erscheint die Einordnung der drei monotypischen Gattungen *Caffrornis* Roberts, 1922, *Dessonornis* Smith, 1836 und *Xenocopsychus* Hartert, 1907 unproblematisch. Alle drei sind langschwänzige, relativ schmalschnäbelige Vögel mit gut ausgebildetem weißem Superzilium und deutlicher Schwanzzeichnung, und auch der auf den ersten Blick durch sein schwarzweißes Gefieder abweichende *Xenocopsychus ansorgei* ist mit den anderen beiden, vor allem mit *Dessonornis humeralis* (vgl. Chapin 1948), sicher nahe verwandt. Man könnte alle drei unter dem ältesten Namen *Dessonornis* Smith, 1836 zusammenfassen oder auch sie als Subgenera in einer weiter gefaßten Gattung *Cossypha* belassen, allein die Unterschiede sind doch deutlicher als die der eigentlichen *Cossypha*-Arten (*semirufa*, *cyanocampter*, *heuglini*; *natalensis*, *dichroa*, *niveicapilla*, *albicapilla*, *heinrichi*) untereinander, nicht nur in der Gefiederzeichnung und -färbung, sondern auch in den Lautäußerungen (Oatley 1971), sodaß eine generische Sonderung gewiß empfehlenswert sein dürfte. In jedem Falle aber wäre es inkonsequent und widerspräche offenbar den stammesgeschichtlichen Beziehungen, wollte man, wie es vielfach geschieht, *Xenocopsychus* und *Dessonornis* oder auch beide generisch trennen, gleichzeitig aber *Caffrornis* bei *Cossypha* belassen.

Zwei etwas aberrante Angehörige der *Cossypha*-Gruppe, die monotypischen Genera *Pogonocichla* Cabanis, 1847 (*P. stellata*) und *Swynnertonia* Roberts, 1922 (*S. swynnertoni*), ostafrikanische Montanformen, von denen die erstere in Südafrika in niedrigere Höhenlagen herabsteigt, sind ebenfalls vielfach generisch zusammengefaßt worden. Sie sind aber voneinander denkbar verschieden, *Pogonocichla* mit sehr deutlich gemustertem Schwanz, weißem Fleck über dem Zügel und ziemlich breitem Schnabel, *Swynnertonia* mit einfarbigem Schwanz, fehlender Zügelzeichnung und schmalem Schnabel, sodaß nur der weiße Kropffleck, der aber bei *Pogonocichla* klein und kaum sichtbar, bei *Swynnertonia* zu einem Halsband verbreitert ist, die beiden enger verbindet. Es soll aber hier auf diese beiden interessanten Gattungen, zumal beide in Kamerun nicht vertreten sind, nicht näher eingegangen werden.

Unter Berücksichtigung der vorstehenden Ausführungen stellt sich eine Übersicht über die Gattungen und Arten der *Cossypha*-Gruppe wie folgt dar (vgl. auch Abb. 1):

Genus *Oreocossypha* Wolters, 1983
  O. isabellae (G.R. Gray, 1862)

Genus *Xenocopsychus* Hartert, 1907
  X. ansorgei Hartert, 1907

Genus *Dessonornis* Smith, 1836
  D. humeralis Smith, 1836

Genus *Caffrornis* Roberts, 1922
  C. caffer (L., 1771)

Genus *Cossypha* Vigors, 1825
(Subgenus Cossypha Vigors, 1825)
  C. heinrichi Rand, 1955
  C. albicapilla (Vieillot, 1818)
  C. niveicapilla (Lafresnaye, 1838)
  C. dichroa (Gmelin, 1789)
  C. natalensis Smith, 1840
(Subgenus —)
  C. heuglini Hartlaub, 1866
  C. cyanocampter (Bonaparte, 1850)
  C. semirufa (Rüppell, 1840)
(Subgenus —)
  C. polioptera Reichenow, 1892

Genus *Dryocichloides* Irwin & Clancey, 1974
(Subgenus *Dryocichloides* Irwin & Clancey, 1974)
  D. archeri (Sharpe, 1902)
  D. anomalus (Shelley, 1893)
(Subgenus —)
  ?D. lowei (Grant & Mackworth-Praed, 1941)
  ?D. montanus (Reichenow, 1907)

Genus *Alethe* Cassin, 1859
  A. poliocephala (Bonaparte, 1850)
  A. poliophrys Sharpe, 1902
  A. choloensis W. Sclater, 1927
  A. fuelleborni Reichenow, 1900
  A. castanea (Cassin, 1856)
  A. diademata (Bonaparte, 1850)

Genus *Pogonocichla* Cabanis, 1847
  P. stellata (Vieillot, 1818)

Genus *Swynnertonia* Roberts, 1922
  S. swynnertoni (Shelley, 1906)

Genus *Stiphrornis* Hartlaub, 1855
  S. erythrothorax Hartlaub, 1855

Genus *Cossyphicula* Grote, 1934
  C. roberti (Alexander, 1903)

Genus *Prosheppardia* Wolters, 1983
  P. poensis (Alexander, 1903)
  P. bocagei (Finsch & Hartlaub, 1870)

Genus *Sheppardia* Haagner, 1909
  Sh. gunningi Haagner, 1909
  Sh. cyornithopsis (Sharpe, 1901)
  Sh. aequatorialis (Jackson, 1906)

Genus *Gabelatrix* Clancey, 1977
  ?G. sharpei (Shelley, 1903)
  G. gabela (Rand, 1957)

2. Über *Lagonosticta umbrinodorsalis* Reichenow, 1910 (Estrildidae)

Von den Lam-Bergen bei Dagbao (7°39'N, 15°32'E) in der Republik Tschad beschrieben Erard & Roche 1977 (L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie 47: 335) eine neue *Lagonosticta*, die sie *L. rhodopareia bruneli* nannten. Sie unterscheidet sich von der sonst recht ähnlichen *L. rubricata* durch die vor der Federspitze nicht verengte Innenfahne der 9. Handschwinge, und sie wurde deshalb von den Entdeckern als Subspezies zu der sonst süd- und ostafrikanischen *L. rhodopareia* gestellt, von der sie sich aber auf den ersten Blick durch die mit dem kastanienbraunen Rücken kontrastierende graue Färbung des Oberkopfes unterscheidet. In der grauen Oberkopffärbung stimmt die neue Form jedoch eher mit *L. rubricata* überein, wenn bei vielen Subspezies dieser Art das Grau auch durch rote Federspitzen mehr oder weniger verdeckt ist; andererseits wiederum ist der Rücken bei *L. rubricata* niemals warm kastanienbraun, sondern individuell und nach Rassen wechselnd olivbraun bis schiefergrau.

Nun beschrieb schon 1910 (Ornithologische Monatsberichte 18: 82) Reichenow eine am 15. Mai von Riggenbach bei Sagdsche (8°12'N, 13°46'E) in Kamerun im Gebiet des oberen Benue gesammelte *Lagonosticta* neu als *L. umbrinodorsalis*, und diese Beschreibung stimmt trotz ihrer Kürze so auffallend mit der der neuen *L. rhodopareia bruneli* überein, daß ich schon 1979 in Lieferung 4 meiner Artenliste der Vögel der Erde (Die Vogelarten der Erde: 282) *bruneli*, wenn auch noch mit einem Fragezeichen, zum Synonym von *umbrinodorsalis* machte. Daß das richtig war, konnte jetzt Payne (1982: 83—84) nachweisen, der sich im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über die brutparasitischen Atlaswitwen (*Hypochera*) auch mit deren Wirtsvögeln aus der Gattung *Lagonosticta* beschäftigte.

Als ich vor einigen Jahren den Typus von *umbrinodorsalis* dank der Liebenswürdigkeit von Herrn Dr. Mauersberger (Zool. Museum Berlin) untersuchen konnte — es handelt sich wie bei dem Typus von *bruneli* um einen nicht völlig adulten Vogel —, maß ich der nicht verengten 9. Handschwinge keine entscheidende Bedeutung bei, da ja bei jungen *L. rubricata* diese ebenfalls noch keine oder nur eine schwache Verengung vor der Spitze zeigt. Daher trennte ich (Wolters 1962) *umbrinodorsalis* nicht von der Kamerunrasse von *L. rubricata*, die ich für identisch mit der ostwärts bis Kenia und Uganda reichenden *L. r. ugandae* Salvad, 1906 hielt, von der die Kamerunvögel aber möglicherweise wegen etwas wärmer brauner Rückenfärbung als *L. r. sannagae* Reichenow, 1921 abgetrennt werden können. Die umberbraune Rückenfärbung des Typus und einzigen Stücks von *umbrinodorsalis* wertete ich als Extremvariante der olivbraunen Rückenfärbung von *L. r. ugandae* (bzw. *sannagae*), den grauen, nicht rot verwaschenen Oberkopf als ein Zeichen der Jugend.

Inzwischen wurden, wieder im Gebiet von Dagbao, von Brunel zwei adulte ♂ von *„bruneli"* = *umbrinodorsalis* gesammelt, und Brunel, Chappuis & Erard (1980) haben erneut die Form diskutiert. Sie halten sie weiterhin für eine deutlich differenzierte Subspezies von *Lagonosticta rhodopareia*. Für diese Auffassung führen sie nun auch die relativ geringfügigen Unterschiede der Lautäußerungen von *„bruneli"* und *L. rhodopareia jamesoni* ins Feld. Auf die Unterschiede in der Gefiederfärbung legen sie geringes Gewicht, was ihnen dadurch erleichtert wird, daß sie die 1932 von Bates aus dem Gebiet des oberen Niger als Subspezies von *L. rubricata* beschriebene Form *virata*, die mit *„bruneli"* = *umbrinodorsalis* und den bisher zu *L. rhodopareia* gerechneten Formen die nicht verengte 9. Handschwinge, mit *„bruneli"* überdies den grauen Oberkopf und den geringen (bei *virata* nahezu fehlenden) Geschlechtsdimorphismus gemeinsam hat, ebenfalls für eine Subspezies von *L. rhodopareia* halten, obwohl *virata* der benachbart lebenden *L. rubricata polionota* Shelley, 1873 außerordentlich ähnlich und von ihr im männlichen Geschlecht außer durch die Gestalt der Innenfahne der 9. Handschwinge kaum zu unterscheiden ist. Nicht zuletzt aufgrund beträchtlicher Unterschiede der von Nicolai (1982) genauer untersuchten Lautäußerungen von *virata* setzen sich sowohl Goodwin (1982) wie Nicolai für die artliche Selbständigkeit dieser Form ein. Man kann dem zustimmen, denn so große stimmliche Unterschiede, wie Nicolai sie beschreibt, dürften selbst bei den hauptsächlich visuell orientierten Estrildiden artisolierende Wirkung haben. Dennoch ist die nahe Verwandtschaft von *virata* mit *L. rubricata polionota*, als deren Schwesterform sie sich ursprünglich entwickelt haben dürfte, kaum zu leugnen, und die abweichend gestaltete 9. Handschwinge dürfte eine durch die Anforderungen eines abweichenden Biotops (s. dazu Nicolai 1982) erzwungene Anpassung sein, wobei angesichts der großen individuellen Variation dieses Merkmals bei anderen *Lagonosticta*-Arten (*L. rara*, *L. vinacea* und *L. larvata*) dahingestellt bleiben muß, ob die verengte oder die nicht verengte Handschwinge das ursprüngliche Merkmal ist. Auf die artliche Isolierung aber hat sie gewiß keinen Einfluß. Eher ist ein solcher dem Umstand zuzuerkennen, daß bei *virata* die ♀ dem ♂

sehr ähnlich gefiedert sind, ganz im Gegenteil zu den Subspezies von *L. rubricata* und von *L. rhodopareia* s. str. (vgl. Brunel, Chappuis & Erard, 1980). Sicherheit über den Status der *L. virata* werden wir wohl nie haben, da, wie es scheint, ihr Verbreitungsgebiet von dem der benachbarten *L. rubricata* isoliert ist. Nach unserer gegenwärtigen Kenntnis ist sie aber wohl am besten als eigene Spezies zu behandeln, nicht aber als Subspezies der durch Gefiederfärbung, Geschlechtsdimorphismus und Stimme sehr verschiedenen *L. rhodopareia.*

Es erhebt sich freilich die Frage, ob die Formen *umbrinodorsalis* („*bruneli*") und *virata* als konspezifisch betrachtet werden können. Beide stimmen in der grauen Oberkopffärbung, im geringen Geschlechtsdimorphismus und der nicht verengten 9. Handschwinge überein, unterscheiden sich aber nach den Angaben bei Nicolai (1982) und bei Brunel, Chappuis & Erard (1980) ganz erheblich in den Lautäußerungen. Ob es sich bei den Übereinstimmungen beider Formen um echte Synapomorphien handelt oder nur um die Ergebnisse paralleler Entwicklung, ist schwer zu entscheiden; es wäre ohne weiteres vorstellbar, daß *umbrinodorsalis* in Anpassung an einen trockeneren, offenbar dem von *L. virata* ähnlichen Lebensraum sich von der ohnehin zu braunerer Rückenfärbung tendierenden Kamerunpopulation von *L. rubricata* (*sannagae* oder *ugandae*) herleitet. Analog zu den Beziehungen zwischen *L. virata* und *L. rubricata polionota* werden zum gegenwärtigen Zeitpunkt auch jene zwischen *L. umbrinodorsalis* und *L. rubricata sannagae* (bzw. *ugandae*) am besten als solche zwischen selbständigen Arten betrachtet, denn es könnten hier nur weiteres Sammeln und Freilandbeobachtungen im nördlichen Kamerun, wo sich die Verbreitungsgebiete von *L. umbrinodorsalis* und *L. rubricata* treffen (oder überlappen?), Aufschluß darüber geben, ob die beiden Formen fortpflanzungsmäßig isoliert sind oder doch nur Subspezies einer und derselben Art darstellen.

Nicht freilich mit derselben Wahrscheinlichkeit wie im Falle von *L. virata* läßt sich bei *L. umbrinodorsalis* ausschließen, daß die Form konspezifisch mit *L. rhodopareia* ist, da die Lautäußerungen beider voneinander nur wenig abweichen. Dennoch spricht Einiges gegen die artliche Zusammengehörigkeit der beiden: keine der bisher als Subspezies von *L. rhodopareia* angesehenen Formen hat graue Oberkopffärbung, alle sind stark geschlechtsdimorph, und zudem sind die Verbreitungsgebiete von *umbrinodorsalis* und *rhodopareia* geographisch weit getrennt.

Es ist also ratsam, vorläufig *Lagonosticta umbrinodorsalis* Reichenow, 1910 ebenso wie *L. virata* Bates, 1932 als besondere Art zu führen, womit aber keineswegs das letzte Wort über die Systematik der Artengruppe *rhodopareia—umbrinodorsalis—virata—rubricata* gesprochen sein kann. Noch weniger läßt sich mit unseren gegenwärtigen Kenntnissen die Ausbreitungsgeschichte der Gruppe mit einiger Wahrscheinlichkeit rekonstruieren. Immerhin aber würde nicht viel dagegen sprechen, wenn wir eine *rhodopareia*-ähnliche

Form mit nicht verengter 9. Handschwinge als Ausgangsform (in Ostafrika?) annehmen, die sich südwärts und westwärts durch die Savannengebiete Afrikas verbreitete, im Westen grauköpfig wurde (*umbrinodorsalis*) und als Schwesterart den gemeinsamen Vorfahr von *virata* und *rubricata polionota* sich abspalten ließ, welch letztere Form, an dichtere Vegetation in feuchterem Gelände angepaßt, sich nun weit über den afrikanischen Kontinent bis Angola und zur Kapprovinz Südafrikas ausbreitete und in dieses Gebiet die verschiedenen Subspezies von *L. rubricata* (alle mit vor der Spitze verengter Innenfahne der 9. Handschwinge) ausbildete.

Zusammenfassung

Die Rötel der *Cossypha*-Gattungsgruppe, die in Kamerun durch mehrere Arten vertreten sind, wurden einer kurzen Revision ihrer verwandtschaftlichen Zusammenhänge unterzogen. Es ergab sich die Notwendigkeit, zwei neue Genera aufzustellen, *Oreocossypha* für *„Cossypha"* oder *„Dryocichloides" isabellae* und *Prosheppardia* für *„Cossypha"*, *„Sheppardia"* oder *„Dryocichloides" poensis* (= *insulana*) und *bocagei*. *Gabelatrix* Clancey, gewöhnlich als ein Subgenus von *Sheppardia* angesehen, mag vielleicht einen Übergang von *Sheppardia* zu den Fliegenschnäppern der *Alseonax*-Gruppe darstellen, während die *Cossypha*-artigen Rötel in ihrer Gesamtheit eine Schwestergruppe der nordafrikanischen Gattung *Diplootocus* darzustellen scheinen.

Die aus dem Tschad beschriebene Estrildiden-Form *Lagonosticta rhodopareia bruneli* Erard & Roche, 1977 dürfte mit *Lagonosticta umbrinodorsalis* Reichenow, 1910 identisch sein und eine eigene Art darstellen, nicht aber eine Subspezies von L. rhodopareia. Ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen *Lagonosticta*-Formen werden diskutiert.

Summary

The robin-chats of the *Cossypha* group of genera, represented in Cameroon by several species, have been briefly revised with regard to the interrelationship of the various subgroups. It appeared to be inevitable to erect two new genera, viz. *Oreocossypha* for *"Cossypha"* or *"Dryocichloides" isabellae* and *Prosheppardia* for *"Cossypha"*, *"Sheppardia"* or *"Dryocichloides" poensis* (= *insulana*) and *bocagei*. *Gabelatrix* Clancey, usually regarded as a subgenus of *Sheppardia*, perhaps may form a transition between *Sheppardia* and the flycatchers of the *Alseonax* assemblage, while the whole complex of *Cossypha*-like genera may represent a sister group of the Northern African genus *Diplootocus*.

An Estrildid, recently described by Erard & Roche from Chad as *Lagonosticta rhodopareia bruneli*, obviously is identical with *L. umbrinodorsalis* Reichenow, 1910. It appears to be a good species, at any rate not a subspecies of *L. rhodopareia*. Its relationship to other forms of *Lagonosticta* is discussed.

Literatur

Ames, P.L. (1975): The application of syringeal morphology to the classification of the Old World Insect Eaters (Muscicapidae). — Bonn. zool. Beitr. 26: 107—134.

Brunel, J., C. Chappuis & C. Erard (1980): Data on *Lagonosticta rhodopareia bruneli*. — Bull. Brit. Orn. Cl. 100: 164—170.

Chapin, P.J. (1948): The systematic position of *Xenocopsychus ansorgei*. — Auk 65: 292—293.

Clancey, P.A. (1977): The generic status of *Muscicapa gabela* Rand, 1957. — Durban Museum Novit. 11: 201.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Hamburg & Berlin.

— (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 3.

Erard, C., & J. Roche (1977): Un nouveau *Lagonosticta* du Tchad méridional. — Oiseau Rev. fr. Orn. 47: 335—343.

Goodwin, D. (1982): Estrildid finches of the world. — London & Oxford.

Hall, B. (1961): Is *Muscicapa gabela* an Akalat? — Bull. Brit. Orn. Cl. 81: 45—46.

— & R.E. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — London.

Irwin, M.P.S., & P.A. Clancey (1974): A re-appraisal of the generic relationships of some African forest-dwelling robins (Aves: Turdidae). — Arnoldia (Rhodesia) 6 (34): 1—19.

Macdonald, J.D. (1940): The genus *Sheppardia*. — Ibis, ser. 15, 4: 663—671.

Nicolai, J. (1982): Comportement, voix et relations de parenté de l'Amaranthe du Mali (*Lagonosticta virata*). — Malimbus 4: 9—14.

Oatley, T.B. (1970): Observations on the food and feeding habits of some African robins (Aves: Turdinae). — Ann. Natal Mus. 20: 293—327.

— (1971): The functions of vocal imitation by African Cossyphas. — Proc. Third Pan-African Orn. Congress . . . 1969.

Payne, R.B. (1982): Species limits in the Indigobirds (Ploceidae, *Vidua*) of West Africa: mouth mimicry, song mimicry, and descriptions of new species. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. no. 162.

Reichenow, A. (1910): *Lagonosticta umbrinodorsalis* n.sp. — Orn. Monatsber. 18: 82.

White, C.M.N. (1961): Notes on African Thrushes. — Bull. Brit. Orn. Cl. 81: 150—152.

Wolters, H.E. (1962): Über die Kamerunrassen von *Lagonosticta rubricata* und *L. senegala* (Aves, Estrildidae). — Bonn. zool. Beitr. 13: 324—326.

— (1975—1982): Die Vogelarten der Erde. — Hamburg & Berlin.

Anschrift des Verfassers: Dr. H.E. Wolters, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Zur Herpetofauna des Brandberges, Südwest-Afrika

von

PAUL VAN DEN ELZEN

Trotz intensiver Erforschung des Landes sind einige Gebiete Südwest-Afrikas herpetologisch nur unzureichend erfaßt, so auch der Brandberg. Anhand eigener Beobachtungen und Aufsammlungen sowie im Schrifttum enthaltener Angaben können wir eine vorläufige Herpetofauna des Brandberges sowie der ihn umgebenden Ebene erstellen. Eventuelle Affinitäten zur Herpetofauna der umliegenden zoogeographischen Subregionen werden aufgezeigt.

Der Brandberg

Der Brandberg bildet, als isoliertes Bergmassiv am Rande der Vornamib gelegen, einen Teil der Nord—Süd verstreichenden Bergränder der Großen Randstufe. Er liegt etwa 150 km nordwestlich von Usakos und Omaruru und etwa 80 km nordöstlich vom Kreuzkap am Atlantik. Sein höchster Gipfel, der Königstein, der gleichzeitig den höchsten Punkt Südwest-Afrikas (2574 m) bildet, befindet sich auf 21°10'S und 14°35'O. Drei weitere Gipfel beherrschen das Hochplateau, nämlich Aigub (2545 m), Numasfels (2518 m) und Burfeindhorn (2519 m).

Dieser Inselberg steigt unmittelbar aus der ihn umgebenden, allmählich von Westen nach Osten ansteigenden Namibebene steil empor und bildet auf 2000 m ein Hochplateau. Der Westrand des Berges liegt auf ca. 500 m, der Ostrand auf ca. 800 m Meereshöhe. Das Massiv gleicht einer ovalen Granitkuppe, deren Ausmaße etwa 30 km in westöstlicher und 23 km in nordsüdlicher Richtung betragen und die somit eine Fläche von ca. 520 km² bedeckt. Vom Plateau her fallen strahlenförmig mehrere Schluchten zur sandigen Ebene hin ab, von diesen sind die Tsissab-Schlucht und das Numas-Tal die bekanntesten.

Zur Morphogenese gebe ich folgende Zusammenfassung und verweise auf das Schrifttum in Leser (1976). Der Brandberg ist inmitten geneigter und zerschnittener Fußflächen mit Serir und Hamada gelegen. Diese Flächen bestehen aus proterozoischen Laven, Amphiboliten, Kalksteinen, Quarziten, Dolomiten und Tilliten der primitiven Serien des Gariep- und Damara-Systems. Den eigentlichen Kegel bildet eine Granitintrusion der Stormberg-Serie des Karroo-Systems. Er enthält außer Graniten triassische Basalte, Andesite und

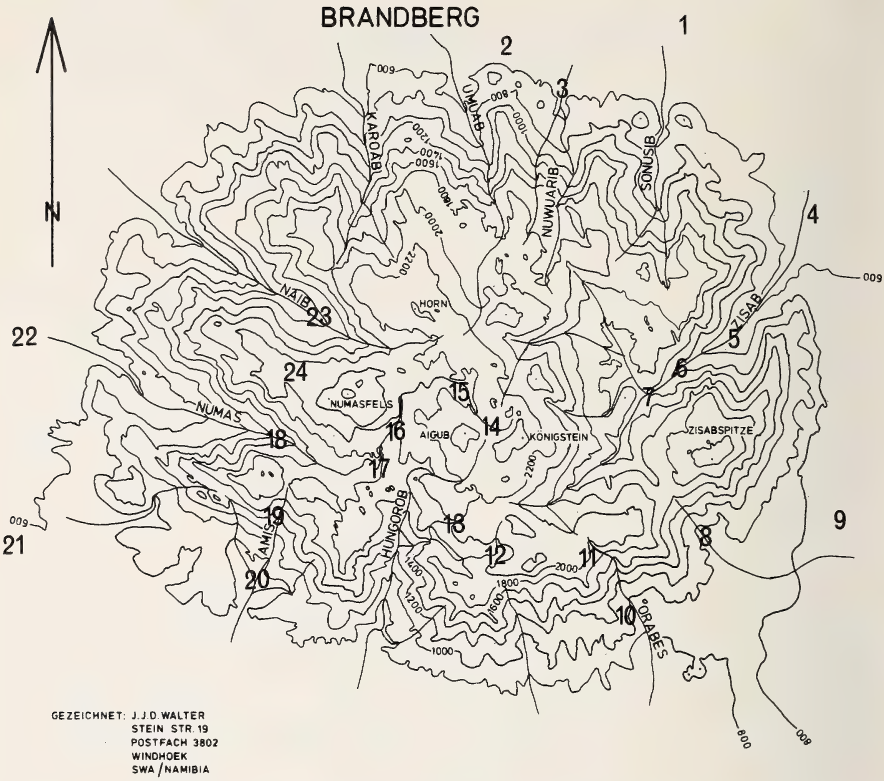

BRANDBERG
N
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
KAROAB
UMUAB
NUWUARIB
SONUSIB
TSISAB
NAIB
NUMAS
AMIS
HUNGOROB
ORABES
HORN
NUMASFELS
AIGUB
KÖNIGSTEIN
ZISABSPITZE
600
800
1000
1200
1400
1600
1800
2000
2200
GEZEICHNET: J.J.D. WALTER
STEIN STR. 19
POSTFACH 3802
WINDHOEK
SWA / NAMIBIA

Abb. 1: Karte des Brandberges im Maßstab 1:300000 mit den im Text genannten Fundstellen: 1 Ugab-Fluß; 2 Ebene zwischen Ugab und Brandbergmassiv; 3 Untere Nuvuarib; 4 Vorgelände zur Tsissab-Schlucht (= Zisab); 5 Wasserstelle oberhalb der Weißen Dame im Tsissab; 5 Wasserfall beim Maack Shelter im Tsissab; 5 Jochmannwand in der Tsissab-Schlucht; 6 Untere Tsissab; 7 Buschmanntal am nordwestlichen Zulauf der Tsissab; 8 Untere Basswaldrinne; 9 Ostseite des Massivs etwa 8 km südlich der Tsissab-Schlucht; 10 Untere Orabes-Schlucht; 11 Oberes Orabes-Becken; 12 Untere Longipoolis in der Oberen Hungarob-Schlucht; 13 Wasserfallhöhle; 13 Berghang in der Nähe der Schlangenhöhle am nordöstlichen Zulauf des Hungarob; 14 Taubenwasser in der Numas-Schlucht beim Königstein; 15 Oberes Numastal; 16 Mittlere Numas; 16 Oberhalb vom Katarakt in der mittleren Numas; 17 Katarakt im Numas; 18 Spaltenwasser im Numas; 19 Amis-Schlucht; 20 Untere Amis-Schlucht; 21 Welwitschia-Fläche am Südwestrand des Massivs; 22 Vorgelände zur Numas-Schlucht; 23 Naib-Schlucht; 24 Wasserstelle auf dem Rücken zwischen Numas und Naib.

Rhyolite. Diesen Kegel umgibt ein Kranz rhätisch-liassischer, basaltischer und rhyolitischer Laven des Karroo-Systems. Im Westen ist er von einer Bank triassischer Sandsteine, Mergel und Konglomerate desselben Systems durchbrochen. Seine Gesteine sind vielerorts zu Geröllhalden verwittert, die ganze Täler versperren. Humusanreicherungen sind selten und nur dort anzutreffen, wo der Erosion natürlicher Einhalt geboten wird.

Am Brandberg herrscht ein tropisches, episodisch-periodisch sommerfeuchtes Halbwüsten- bis Trockensavannenklima. Der Regen fällt bei Ostwind, hauptsächlich zwischen Januar und März, meist in Form von Gewittern. Die durchschnittliche jährliche Niederschlagsmenge beträgt in den Randzonen 15—30 mm und auf dem Hoch-Brandberg 50—100 mm. Walter (in litt. 1.3.1980) meint zur Regenverteilung wie folgt: ,,Wie die Regenverteilung überhaupt ist, ist schwer zu sagen, da noch keiner gemessen hat. Östlich des Brandbergs ist sehr viel mehr Regen als westlich . . . Ich bin der Meinung, daß es oben mehr regnet als unten, da es einen deutlichen Unterschied in der Vegetation gibt. Ich schätze generell oben etwa 100—120 mm im Jahr.'' Die Hauptwinde kommen vom Südwesten her, wodurch Feuchte vom Atlantik herüberweht. Außerdem gehen unregelmäßige Nebel nieder.

Es gibt am Brandberg keine permanenten Gewässer, ausdauernde Wasserlöcher sind äußerst selten und nur klein. Während einer langjährigen Dürre trocknen auch diese vollkommen aus.

Die Temperaturen schwanken im Sommer tagsüber zwischen 31 und 35 ° C, mit einem nächtlichen Minimum um 15 ° C. Durch die Abstrahlung des Gesteins entstehen örtliche Mikroklimata mit wesentlich höheren Temperaturen. Die umliegende Ebene kühlt nachts bedeutend mehr aus als das Massiv.

Zur Erforschungsgeschichte des Brandberges und seiner Archäologie wird auf das umfassende Literaturverzeichnis von Jacobson (1978, 1979) verwiesen. Botanische Ergebnisse konnten vor allem von Wiss (1957), Nordenstam (1967, 1974, 1982), Giess (1981, 1982) und Walter (1972, 1977, 1979, 1980) erzielt werden.

Die Herpetofauna

Verschiedene Autoren haben in Arbeiten zur Herpetofauna Südwest-Afrikas auch Material vom Brandberg bzw. dessen unmittelbarer Umgebung berücksichtigt, u. a. Mertens (1954, 1955, 1971), Giess (1965), McLachlan & Spence (1967), Haacke (1965, 1975), Broadley (1975 a, 1975 b, 1977), Stuart (1976), van den Elzen (1980). Die vorliegende Arbeit bringt ein vorläufiges Verzeichnis der bis Ende 1982 vom Brandberg bekannten Amphibien und Reptilien. Im Aufbau ist sie der Arbeit von Mertens (1971) angeglichen.

Pipidae

***Xenopus laevis laevis* (Daudin, 1802).** — Brandberg. Mit einem einzelnen subadulten Exemplar wurde der Krallenfrosch bisher vom Brandberg belegt (3. XI. 1958). Da es seitdem keinem Brandbergbesteiger gelungen ist, die Art wiederzufinden, und sie außerdem an perennierende Gewässer gebunden ist, erscheint es zweifelhaft, daß Krallenfrösche hier noch vorkommen. In überdurchschnittlich guten Regenjahren (z. B. 1934, 1950, 1963, 1974) mag es vorkommen, daß Riviere wie Swakop, Kuiseb und Ugab aus dem Khomas-Hochland abkommen und die Flutwelle sogar den Atlantik erreicht. Der Ugab-Fluß verläuft nur wenige Kilometer nördlich des Brandberg-Massivs, und das Hochplateau wird von mehreren Schluchten, wie Tsissab, Sonusib, Nuvuarib, Umuab und Karoab, dorthin entwässert. Einer Zuwanderung von Randstufenpopulationen würde dann nichts mehr im Wege stehen. So läßt sich auch das Vorkommen von *Xenopus* bei Gobabeb und Swakopmund erklären.

Bufonidae

***Bufo dombensis dombensis* Bocage, 1895.** — Oberes Orabesbecken. E. Scherz sammelte diese Unterart bei Twyfelfontein, nördlich vom Brandberg, jetzt ist sie auch vom Brandberg nachgewiesen. *Bufo dombensis damaranus* Mertens, 1954, konnten wir auf Omandumba-West, Erongo, sammeln, womit diese Subspecies seit über 40 Jahren erstmals wieder aus dem Erongo belegt wird.

***Bufo hoeschi* Ahl, 1934.** — Amis-Schlucht; Taubenwasser in der Numas-Schlucht, Nähe Königstein; Untere Longipoolis; Obere Hungorob. Lange Zeit war diese Kröte nur vom Khomas-Hochland bekannt, dann wurde sie bei der Spitzkoppe und am Brandberg entdeckt. Mertens (1971) erwähnt die Sympatrie von *B. hoeschi* und *B. dombensis damaranus*. Die Validität der beiden Spezies steht außer Zweifel. *B. hoeschi* ist eine charakteristische Form des Randstufenbereiches, wo sie als Spaltenbewohnerin auch Dürreperioden überdauern kann.

Ranidae

***Tomopterna marmorata* (Peters, 1854).** — Brunnen in der unteren Tsissab-Schlucht; Wasserstelle auf dem Rücken zwischen Numas und Naib; Taubenwasser in der Numas-Schlucht, Nähe Königstein; Katarakt, im Numas. Die von R. Mertens (1955) als *Rana d. delalandii* (Tschudi, 1838) gesammelten Stücke sind dieser Art zuzurechnen. Larven konnten Ostern 1972 belegt werden.

Die Gattung *Tomopterna* ist in ihrer Lebensweise hervorragend an die xerischen südwestafrikanischen Bedingungen angepaßt (Channing 1976). Zur Systematik des Genus in Südwest-Afrika lieferten wir (van den Elzen 1976, 1977) einen ersten Beitrag und konnten beweisen, daß außer *T. delalandii cryptotis* (Boulenger, 1907) und *T. tuberculosa* (Boulenger, 1882) auch *T. marmorata* hier vorkommt. Eine vierte Art, *T. krugerensis* Passmore & Carruthers, 1975, konnte vom Waterberg nachgewiesen werden (van den Elzen 1978). Die Überprüfung des vorhandenen Brandberg-Materials ergab anhand morphometrischer und serologischer Analyse eine Übereinstimmung mit den vom Khomas-Hochland bekannten *T. marmorata*.

Microhylidae

***Phrynomerus annectens* (Werner, 1910).** — Wasserstelle oberhalb der ,,Weißen Dame'', untere Tsissab-Schlucht; Wasserstelle auf dem Rücken zwischen Numas und Naib; Oberes Orabesbecken; Spaltenwasser Numas; Wasserfall beim Maack Shelter, untere Tsissab-Schlucht. Channing (1976) beschreibt die Lebensweise dieses Spaltenbewohners unter Namib-Bedingungen. In Habitus und Lebensweise ähneln die Larven denen von *Xenopus* (van den Elzen 1980).

Gekkonidae

***Afroedura africana africana* (Boulenger, 1888).** — Jochmannswand, Tsissab-Schlucht. Dieser in Sammlungen selten vertretene Spaltenbewohner ist auch vom Erongo bekannt, wo er auf Ameib gesammelt wurde. Wir konnten die Art 1979 auch von Omandumba-West belegen.

***Chondrodactylus angulifer namibensis* Haacke, 1976.** — Ostseite, etwa 8 km südlich der Tsissab-Schlucht. Haacke (1976) beschreibt die Unterart *namibensis* für die Populationen der Namib und Pro-Namib, nördlich des Kuiseb bis Orupembe im westlichen Kaokoveld und südlich bis zur Lüderitzbucht. Eine Übersicht der relevanten Literatur zu Verhalten und Ökologie findet sich bei van den Elzen (1982).

***Lygodactylus bradfieldi* Hewitt, 1932.** — Vorgelände zur Tsissab-Schlucht; Vorgelände zur Numas-Schlucht. Diese flinken, tagaktiven Geckos konnten an den Baumstämmen der alten *Acacia erioloba* beobachtet werden, wo die territorialen ♂ ihr Revier gegen gleichgeschlechtliche Eindringlinge verteidigten.

***Pachydactylus bibronii turneri* (Gray, 1864).** — Vorgelände zur Tsissab-Schlucht; Jochmannswand, Tsissab-Schlucht; Rücken zwischen Numas und Naib. Inwieweit sich *pulitzerae* Schmidt, 1933, mit *turneri* synonymisieren lassen wird, ist unklar. Fest steht, daß die Populationen des Khomas-Hochlandes sich serologisch gut von denen der nördlichen Kapprovinz abtrennen lassen (U. Joger, mündl. Mitt. 1982).

***Pachydactylus bicolor* Hewitt, 1926.** — Südwestrand des Massivs; Katarakt, im Numas. Die charakteristische Jugendzeichnung könnte, wie die der juvenilen *Heliobolus lugubris* (A. Smith, 1838), aposematische Funktion haben.

Pachydactylus oreophilus gaiasensis **Steyn & Mitchell, 1967.** — Königstein. Diese Art wird in dubio für den Brandberg übernommen, bis eine Überprüfung des Belegexemplars die Artzugehörigkeit endgültig geklärt hat.

Pachydactylus punctatus scherzi **Mertens, 1954.** — Welwitschia-Fläche, Südwestrand des Massivs; Naib-Schlucht. Auf die Schwierigkeiten bei der Determination von *punctatus—scherzi—amoenoides* weist van den Elzen (1978) hin, eine Klärung des Problems steht noch aus.

Pachydactylus scutatus scutatus **Hewitt, 1927.** — Straußenhöhle, Jochmannswand, Tsissab-Schlucht; Wasserfallhöhle, Oberes Orabesbecken.

Ptenopus garrulus maculatus **Gray, 1865.** — Welwitschia-Fläche, Südwestrand des Massivs; Ostseite, etwa 8 km südlich der Tsissab-Schlucht; Nordost- und Nordwestrand des Massivs.

Rhoptropus barnardi **Hewitt, 1926.** — Vorgelände zur Tsissab-Schlucht; Tsissab-Schlucht; Welwitschia-Fläche, Südwestrand des Massivs; Brandberg; Oberes Numastal; Wasserfallhöhle, Oberes Orabesbecken. Haacke & Odendaal (1981) weisen darauf hin, daß *R. barnardi* kein Substratspezialist zu sein scheint und auf unterschiedlichen Felsformationen vorkommt.

Rhoptropus boultoni boultoni **Schmidt, 1933.** — Vorgelände zur Tsissab-Schlucht; Tsissab-Schlucht; Untere Amis-Schlucht; Mittlere Numas; Untere Longipoolis, Obere Hungorob; Wasserfallhöhle, Oberes Orabesbecken; Katarakt, im Numas; Untere Tsissab-Schlucht. Obwohl dieser große tagaktive Gecko normalerweise auf Granit vorkommt, konnten wir ihn auch mehrmals auf den Stämmen von *Acacia montis-usti* feststellen. Hier kommt ihm die ziegelrote Fleckung sehr zugute, da er sich von der Rinde kaum abhebt.

Rhoptropus bradfieldi diporus **Haacke, 1965.** — Tsissab-Schlucht; Numas-Felsen und Numas-Schlucht. Angaben zur Verbreitung und zu den Substratpräferenzen von *R. bradfieldi* und *R. barnardi* der zentralen Namib machen Haacke & Odendaal (1981). Am Brandberg konnte *bradfieldi diporus* bisher nur auf dunklem Gestein beobachtet werden.

Agamidae

Agama anchietae **Bocage, 1896.** — Brandberg; Tsissab-Schlucht; Vorgelände zur Tsissab-Schlucht. Bisher wurde diese Agame nur von der nördlichen Seite des Massivs, wo sie stets in der Nähe der Kalksteinkonglomerate auftrat, bekannt. Dem Substrat hervorragend angepaßt, hebt sie sich vom hellen Untergrund ebenso wenig ab wie ihre Artgenossen vom Schwarzkalk im Süden des Landes. Die dunkel pigmentierten Subdigitallamellen dieser Art sind von denen der psammophilen ,,*hispida*-Gruppe'' grundverschieden. Während bei letzterer die gekielten Schuppen auf der Unterseite der Hand- und Fußsohlen sich zu einem schräg nach hinten gerichteten, abgeflachten Stachel verjüngen, sind diese Schuppen bei *anchietae* flach und fast ungekielt. Bei den ,,Lamellen'' handelt es sich eher um vertikal aufstehende dornähnliche Fortsätze, die einer Fortbewegung auf felsigem Untergrund nur dienlich sein können.

***Agama planiceps planiceps* Peters, 1862.** — Vorgelände zur Tsissab-Schlucht; Tsissab-Schlucht; Oberes Numastal; bei Untere Longipoolis, Obere Hungorob. Die Art kommt ausschließlich im felsigen, spaltenreichen Gelände vor. Zur Schnelligkeit und Gewandtheit der ,,Feuerschwänze'' kann gesagt werden, daß aktive Exemplare mühelos einem gut gezielten, kraftvoll geworfenen Stein durch ein kurzes Zurseiterücken vor dem Aufprall ausweichen. Im Gegensatz zu Arten wie *anchietae*, *knobeli* oder *etoshae* ist sie extrem scheu.

Chamaeleonidae

***Chamaeleo namaquensis* A. Smith, 1831.** — Untere Orabes-Schlucht. Diese Art ist ein ausgesprochenes Bodentier und erinnert in ihrer Lebensweise an *C. chamaeleon* (L., 1758). Burrage (1973) und Robinson (1978, 1979) liefern Daten zur Biologie und Karyologie.

Cordylidae

***Gerrhosaurus validus maltzahni* De Grijs, 1938.** — Tsissab-Schlucht. Diese Art wird auf Grund der Aussage Mertens' (1955) für den Brandberg aufgeführt (W. Hoesch fand in der Tsissab-Schlucht Losung, die von dieser Schildechse stammte). Der Brandberg liegt inmitten des Verbreitungsareals dieser Subspezies, und ihr dortiges Vorkommen ist somit nicht weiter verwunderlich.

Lacertidae

***Pedioplanis namaquensis* (Duméril & Bibron, 1839).** — Vorgelände zur Tsissab-Schlucht; Welwitschia-Fläche, Südwestrand des Massivs; Vorgelände zur Numas-Schlucht. Der perfekt an den Untergrund angepaßte Wüstenrenner kommt häufig in der Nähe der Milchbüsche, *Euphorbia gregaria*, vor. Wohnlöcher werden aber auch inmitten der vegetationslosen, steinigen Fläche gegraben.

***Pedioplanis undata gaerdesi* (Mertens, 1954).** — Tsissab-Schlucht; Hügel an der Welwitschia-Fläche, Südwestrand des Massivs; Ebene zwischen Ugab und Brandberg-Massiv. Im Gegensatz zur psammophilen *P. namaquensis* ein bezeichnender Felsbewohner, der auch in der Ebene immer in der Nähe von steinigem Untergrund beobachtet wurde. Die juvenilen Echsen tragen auf dem Rücken die für *undata* typische Längsstreifung. Im Mai 1979 viele Jungtiere.

Meroles suborbitalis **(Peters, 1869).** — Vorgelände zur Tsissab-Schlucht. Stets auf sandigem Untergrund.

Scincidae

Mabuya acutilabris **(Peters, 1862).** — Vorgelände zur Tsissab-Schlucht; Tsissab-Schlucht; Welwitschia-Fläche, Südwestrand des Massivs; Numas-Schlucht; Vorgelände zur Numas-Schlucht. Obwohl *M. acutilabris* mitunter auch auf steinigem Untergrund gesehen wurde, ist der eigentliche Lebensraum die sandige, von Gräsern, Euphorbien, Aloen und Welwitschien aufgelockerte Ebene rings um den Brandberg. Hier stöbert sie mit der scharfkantigen Schnauze im Wurzelwerk und in angewehtem Detritus Käferlarven und Orthopteren auf.

Mabuya hoeschi **Mertens, 1954.** — Numas-Schlucht; Berghang in der Nähe der Schlangenhöhle, am nordöstlichen Zulauf des Hungorob. Diese große, saxicole *Mabuya* konnte von uns auch beim Versteinerten Wald, Khôrixas, gesammelt werden. Allerdings hat das erwachsene Stück 34 statt der für *M. hoeschi* angegebenen 32 Schuppen rund um den Körper. Nach Untersuchung von vorhandenem Material vermuten wir, daß *hoeschi* in die Verwandtschaft von *capensis—occidentalis* gehört, wobei *capensis* am wenigsten, *hoeschi* am besten unter xerischen Bedingungen überleben kann.

Mabuya occidentalis **(Peters, 1867).** — Welwitschia-Fläche, Südwestrand des Massivs.

Mabuya sulcata sulcata **(Peters, 1867).** — Jochmannswand, Tsissab-Schlucht; Naib-Schlucht; Untere Numas. Ein Spaltenbewohner, der nur im felsigen Gelände vorkommt.

Mabuya variegata variegata **(Peters, 1869).** — Vorgelände zur Tsissab-Schlucht; Welwitschia-Fläche, Südwestrand des Massivs. Die von Mertens (1955) unter *M. l. longiloba* Methuen & Hewitt, 1914, angeführten Stücke werden hier, in Anlehnung an Broadley (1975b), als *v. variegata* betrachtet.

Mabuya variegata punctulata **(Bocage, 1872).** — Tsissab-Schlucht; Jochmannswand, Tsissab-Schlucht; Oberes Numastal; Untere Amis-Schlucht; Katarakt, Obere Numas. Von Mertens (1955, 1971) als *M. longiloba triebneri* Mertens, 1954, geführt. Während *punctulata* nur in felsigem Gelände, auf dem Granit des Massivs, gefunden wird, kommt die Nominatform nur in der umliegenden Ebene bis zum Rande des eigentlichen Berges vor und scheint mehr sandigen Untergrund zu bevorzugen.

Amphisbaenidae

***Zygaspis quadrifrons quadrifrons* (Peters, 1862).** — Ugab-Fluß, unweit des Brandberges.

Leptotyphlopidae

***Leptotyphlops labialis* (Sternfeld, 1908).** — Tsissab-Schlucht.

Boidae

***Python anchietae* Bocage, 1887.** — Untere Basswaldrinne. Außer vom Brandberg ist mir der Angola-Zwergpython noch von Otjovasandu, Kaokoveld, und Omandumba-West, Erongo, bekannt.

Colubridae

***Boaedon fuliginosus fuliginosus* (Boie, 1827).** — Taubenwasser in der Numas-Schlucht, Nähe Königstein. Die trennenden Merkmale zwischen *f. fuliginosus* und *f. mentalis* Günther, 1888, zeigen eine große Variationsbreite (van den Elzen 1980), und es scheint daher angebracht, das südwestafrikanische Material bis auf weiteres als zur Nominatform gehörig zu betrachten.

***Hemirhagerrhis nototaenia viperina* (Bocage, 1873).** — Untere Numas-Schlucht; Oberhalb vom Katarakt, obere Numas-Schlucht. Die von J. Walter am Katarakt gesammelte Mopane-Schlange wird von van den Elzen (1980) erwähnt und befindet sich in der herpetologischen Sammlung des State Museum, Windhoek.

***Psammophis notostictus* Peters, 1867.** — Brandberg.

***Psammophis sibilans leopardinus* Bocage, 1887.** — Brandberg; Tsissab-Schlucht. Die von Mertens (1955) als *sibilans* erwähnte Natter ist hierher zu stellen (Broadley 1977; van den Elzen 1980).

***Pythonodipsas carinata* Günther, 1868.** — Jochmannswand, Tsissab-Schlucht; Untere Nuvuarib. Stuart (1976) liefert weitere Fundorte in der Namib für diese bisher selten gefundene Schlange.

Elapidae

Naja nigricollis nigricincta **Bogert, 1940.** — Rücken zwischen Numas und Naib; Hoch-Brandberg.

Viperidae

Bitis arietans arietans **(Merrem, 1820).** — Buschmanntal, nordwestlicher Zulauf des Tsissab. Es ist verwunderlich, daß diese große Otter bisher in der Brandberg-Literatur keine Erwähnung gefunden hat.

Bitis caudalis **(A. Smith, 1839).** — Südwestrand des Massivs; Untere Orabes.

Diskussion

Vom Brandberg sind 41 Formen von Amphibien und Reptilien bekannt. Davon entfallen 5 auf Froschlurche, 26 auf Eidechsen und 10 auf Schlangen. Folgende Arten sind als Neunachweise zu betrachten: *Bufo d. dombensis*, *Tomopterna marmorata*, *Python anchietae*, *Boaedon f. fuliginosus*, *Naja nigricollis nigricincta*, *Bitis a. arietans*. Weitere Sammeltätigkeit könnte u. a. noch folgende Nachweise erbringen: *Narudasia festiva*, *Pachydactylus l. laevigatus*, *Cordylosaurus subtessellatus*, *Pedioplanis breviceps*, *Mabuya striata*, *Varanus exanthematicus albigularis*, *Dasypeltis scabra loveridgei*, *Mehelya vernayi*, *Prosymna frontalis* und *Psammophis leightoni*.

Die Herpetofauna des Brandberges setzt sich sowohl aus psammophilen wie aus arboricolen oder saxicolen Formen (Tabelle 1) zusammen. Extrem psammophile Arten wie *Palmatogecko rangei*, *Aporosaura anchietae* oder *Bitis peringueyi* fehlen dem Gebiet völlig. Die kompakte Substratbeschaffenheit des Gebietes ermöglicht es Formen wie *Ptenopus garrulus maculatus*, Wohnröhren zu graben und durch die Bildung eines eigenen Mikroklimas ungünstige Hitze- und Dürreperioden zu überdauern. Auch *Tomopterna marmorata* vermag sich mittels seines ausgeprägten Metatarsaltuberkels rückwärts in sandigen, lockeren Boden zu graben. Häufig werden solche Stellen in der Nähe von Felsblöcken, wo die Restfeuchte sich länger hält, bevorzugt. *Mabuya acutilabris* vermag dank seiner scharfkantigen Grabschnauze im lockeren Oberflächensubstrat eine Nische zu besetzen, die anderen Echsen, von wühlenden Sciniden abgesehen, verschlossen bleibt. Auf Substratgebundenheit und Verbreitungsmuster bei Eidechsen weisen Haacke & Odendaal (1981) am Beispiel von *Rhoptropus* in der zentralen Namib hin und vergleichen gleichzeitig die Einnischung sympatrisch vorkommender Arten. Auch am Brandberg lassen sich solche ökologischen Nischen feststellen. So sind *Bufo hoeschi*, *Phryno-*

merus annectens, *Afroedura a. africana*, *Rhoptropus* spp., *Agama p. planiceps* und *Mabuya s. sulcata* ausgesprochene Spaltenbewohner, während *Bufo d. dombensis*, *Pachydactylus bibronii turneri*, *P. bicolor*, *P. punctatus*, *Gerrhosaurus validus maltzahni*, *Pedioplanis undata gaerdesi*, *Mabuya hoeschi*, *M. occidentalis*, *M. variegata punctulata*, *Python anchietae*, *Boaedon fuliginosus*, *Pythonodipsas carinata*, *Bitis arietans* und *B. caudalis* in Geröllhalden und zwischen lose auf sandigem Boden aufliegendem Erosionsschutt bzw. in Höhlen vorkommen können. Gleichzeitig muß darauf hingewiesen werden, daß die Amphibien und Reptilien sich in den Schluchten des Massivs konzentrieren, da dort auch bei längerer Dürre die Restfeuchte ein Aufrechterhalten der trophischen Ketten gewährleistet.

Bei den bisher nachgewiesenen Formen sind folgende für Südwest-Afrika endemisch: *Bufo hoeschi*, *Afroedura a. africana*, *Pachydactylus bicolor*, *P. oreophilus gaiasensis*, *P. s. scutatus*, *Rhoptropus bradfieldi*, *Pedioplanis undata gaerdesi*, *Mabuya hoeschi*, *Leptotyphlops labialis*.

Einen eigenständigen Charakter, wie z. B. die Fauna des Waterberges (van den Elzen 1978), hat die des Brandberges nicht. Obwohl das Massiv isoliert im Vorfeld zur eigentlichen Namib liegt, läßt sich seine Herpetofauna insgesamt nicht gegen die von Angola, der nordwestlichen Kapprovinz oder der Kalahari abgrenzen. Eine Ausbreitungsgrenze läßt sich hier nur für Randstufenformen nachweisen, für welche die Namib ein unüberwindliches ökologisches Hindernis bildet, so daß sie nicht weiter nach Westen vordringen können. Ihre östliche Verbreitungsgrenze erreicht am Brandberg kaum eine Art. Westliche Formen wie *Rhoptropus* spec., *Agama planiceps*, *Mabuya sulcata* oder *Phrynomerus annectens*, die dem Waterberg und der Kalahari fehlen, kommen ebenfalls entweder in der Großen Randstufe oder aber südöstlich des Brandberges vor. Inwieweit tropische Formen wie z. B. *Pythonodipsas carinata* die westwärts fließenden Flüsse wie Hoanib, Ugab, Swakop oder Kuiseb als Wanderrouten benützen und benützt haben (es gibt von vielen Tier- und Pflanzenarten Reliktpopulationen in der Namib), bleibt noch zu erforschen. Die vorhin aufgezählten für den Brandberg zu erwartenden, aber noch nicht nachgewiesenen Arten vervollständigen bereits bestehende Verbreitungsmuster und stellen tiergeographisch keine Besonderheiten dar.

Daß der Brandberg kein Isolat ist, wird auch durch die Phytogeographie bestätigt (Nordenstam 1974, 1982; Giess 1982). Giess (1981) nennt für die zentrale Namib mehr als 400 Pflanzenarten, von denen 365 auch vom Brandberg bekannt sind. Phytogeographisch liegt das Massiv in der Karroo-Namibischen Zone und zeigt keine Vertreter der Kap-Flora auf. Nordenstam (1974) nennt 11 Endemiten (einen geringen Trend zu Lokal-Endemismus bei Echsen stellt auch Mertens 1955 fest). Dem Kaoko-Element sind 28 Pflanzenarten zuzuschreiben. Über 25 Arten aber finden ihre südliche Verbreitungsgrenze in der Karroo-Namibischen Zone und ihre nördliche in der Saharo-Sindischen oder

Tabelle 1: Allgemeine Angaben zur ökologischen Einnischung der am Brandberg vorkommenden Amphibien und Reptilien. — Psammo. = psammophil; Arbo. = arboricol; Saxi. = saxicol; Spalt. = Spaltenbewohner; Humi. = Humidität, diese Arten sind auf Mikroklimata mit relativ hoher Restfeuchte angewiesen; Geröll. = Geröllhalden; Fosso. = grabende Lebensweise; Diurn. = tagaktiv; Noct. = nachtaktiv; Aquat. = aquatisch. (x) bedeutet eine fakultative/zeitweilige Abhängigkeit vom genannten Faktor; xx bedeutet, daß die jeweilige Art diese Tendenz verstärkt ausgeprägt hat.

Spezies	Psammo.	Arbo.	Saxi.	Spalt.	Humi.	Geröll.	Fosso.	Diurn.	Noct.	Aquat.
Xenopus laevis					x		x	x	x	x
Bufo d. dombensis	x				x	x	x		x	(x)
Bufo hoeschi			x	x	x				x	(x)
Tomopterna marmorata	x				x		xx		x	(x)
Phrynomerus annectens			x	x	x	x			x	(x)
Afroedura a. africana			x	x					x	
Chondrodactylus angulifer namibensis	x						xx		x	
Lygodactylus bradfieldi		x						x		
Pachydactylus bibronii turneri		x	x	x		x		x	x	
Pachydactylus bicolor			x	x	x	x			x	
Pachydactylus oreophilus gaiasensis	x		x	x	x				x	
Pachydactylus punctatus scherzi	x		x	x	x	x			x	
Pachydactylus s. scutatus			x	x	x	x			x	
Ptenopus garrulus maculatus	x						xx		x	
Rhoptropus barnardi			x	x		x		x		
Rhoptropus b. boultoni		x	x	x		x		x		
Rhoptropus bradfieldi diporus			x	x		x		x		
Agama anchietae	x		x				x	x		
Agama p. planiceps			x	x		x		x		

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Spezies	Psammo.	Arbo.	Saxi.	Spalt.	Humi.	Geröll.	Fosso.	Diurn.	Noct.	Aquat.
Chamaeleo namaquensis	x	(x)						x		
Gerrhosaurus validus maltzahni			x			x		x		
Pedioplanis namaquensis	x						x	x		
Pedioplanis undata gaerdesi			x	x				x		
Meroles suborbitalis	x						x	x		
Mabuya acutilabris	x		x				x	x		
Mabuya hoeschi			x	x		x		x		
Mabuya occidentalis	x	x						x		
Mabuya s. sulcata			x	x	x	x		x		
Mabuya v. variegata	x		x					x		
Mabuya variegata punctulata			x	x		x		x		
Zygaspis q. quadrifrons	x				x		xx	x	x	
Leptotyphlops labialis	x				x		xx	x	x	
Python anchietae			x	x	x	x		x		
Boaedon f. fuliginosus		x	x	x	x	x		x	x	
Hemirhagerrhis nototaenia viperina		x	x	x		x		x	x	
Psammophis notostictus	x		x					x		
Psammophis sibilans leopardinus			x	x		x		x		
Phythonodipsas carinata			x	x		x			x	
Naja nigricollis nigricincta	x		x			x		x	x	
Bitis a. arientans	x		x	x		x		x		
Bitis caudalis	x		x	x		x		x		

den benachbarten Gebieten der Sudano-Sambesischen Region. Dies deutet auf eine alte afroaride Flora gleichen Ursprungs hin, die heute disjunkt verbreitet ist. Inwieweit sich diese phytogeographischen Befunde mit herpetogeographischen decken, bleibt zu überprüfen, sobald umfangreicheres Material vorliegt. Erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang, daß die Gesteinsstrukturen der Landesmitte Südwest-Afrikas (nördliches Nama-Massiv und Damara-Massiv) in südwestlich—nordöstlicher Richtung verstreichen. Sie lassen sich durch Südwest-Afrika bis zum Somaliland verfolgen, ihre Hauptachsen sind postarchaischen Alters. Dies macht manche disjunkte Verbreitungsmuster z. B. der Gattungen *Aloe*, *Breviceps*, *Tomopterna* und von Vertretern der Asclepiadaceae und Lacertidae besser verständlich. Vieles deutet darauf hin, daß tropische Elemente sowohl der Flora als auch der Herpetofauna, die in ihrer ursprünglichen Form die südwestliche Kapprovinz erreichten, nie auf einer westlichen, sondern auf einer nordsüdwärts gerichteten Migrationsroute entlang des Afrikanischen Grabens und der Drakensberge nach Westen vordringen konnten. Sekundäre Expansionen, wie sie schon von Van Dyk (1977), van den Elzen (1978) u. a. postuliert werden, stehen außer Zweifel.

Zukünftige Sammeltätigkeit sollte diese Probleme klären helfen. Sie kann vor allem auch Daten zur Einnischung und möglichen interspezifischen Konkurrenz liefern. Angaben zur genauen altitudinalen Zonierung der Herpetofauna des Massivs sind lückenhaft und wären für die Erfassung der verschiedenen ökologischen Präferenzen wichtig. Arten wie *Bufo hoeschi* und *B. dombensis* z. B. konnten bisher nur im Hoch-Brandberg entdeckt werden, während andere, wie *Tomopterna marmorata*, *Rhoptropus boultoni* oder *Hemirhagerrhis nototaenia viperina*, von den unteren Schluchten bis hinauf über 2000 m gefunden wurden. Ein noch ungeklärter Aspekt ist, warum bestimmte Arten nur im nordöstlichen, andere nur im südwestlichen Teil des Massivs vorkommen, wie z. B. bei *Bufo hoeschi* (SW), *Agama anchietae* (NO) oder *Pythonodipsas carinata* (NO) der Fall zu sein scheint. Eine mögliche Erklärung wären die unterschiedlichen Niederschlagsmengen, die an der West- und Ostseite des Gebirges niedergehen, aber auch die unterschiedlichen Gesteinsarten. Hier können nur weitere genaue Beobachtungen und Aufsammlungen die fehlende Information liefern.

Dank

Vorliegende Arbeit wäre ohne die tatkräftige Unterstützung von Jo Walter, Windhoek, nie zustande gekommen. Dafür gebührt ihm Dank an erster Stelle, möge er den Brandberg noch viele Male besteigen! Die Südwest-Afrikanische Wissenschaftliche Gesellschaft hat, wie immer, zum Gelingen beigetragen, und auch die Abteilung Naturschutz in Südwest-Afrika darf nicht unerwähnt bleiben. Schließlich möchte ich mich hier bei Herrn Prof. Dr. M. Eisentraut dafür bedanken, daß er stets aus fundiertem Wissen heraus zu konstruktiven Diskussionen beigetragen hat.

Zusammenfassung

Der Brandberg liegt isoliert am Rande der Vornamib-Flächen innerhalb der Nord—Süd verlaufenden Bergränder der Großen Randstufe. Floristisch macht er einen Teil der Karroo-Namibischen Florenregion aus. Es herrscht ein tropisches, episodisch-periodisch sommerfeuchtes Halbwüsten- bis Trockensavannenklima. Herpetofaunistische Grenzen lassen sich nicht genau definieren. Die Herpetofauna umfaßt 41 Formen (5 Froschlurche, 26 Eidechsen, 10 Schlangen); sie wird dargestellt, und bestehende Affinitäten zu den umliegenden zoogeographischen Subregionen werden erörtert. Als Neunachweise für den Brandberg konnten *Bufo d. dombensis*, *Tomopterna marmorata*, *Python anchietae*, *Boaedon f. fuliginosus*, *Naja nigricollis nigricincta* und *Bitis a. arietans* belegt werden.

Summary

The Brandberg is an Inselberg on the eastern limit of the Pro-Namib plain. It forms part of the north—south orientated mountain ranges of the Great Escarpment. It lies within the Karroo-Namib floristic region. The area falls within the summer rainfall zone with episodic showers, it is of the semi-desert, dry savanna type. The herpetofauna does not appear to reach important range limits here, forms from the Escarpment and others with a more tropical distribution do, however, reach their western limits of extension due to the xeric Namib habitat. The herpetofauna is composed of 5 amphibians, 26 lizards and 10 snakes. They are named and existing affinities to the species of the adjacent zoogeographical subregions are discussed. The following species new to the Brandberg are reported: *Bufo d. dombensis*, *Tomopterna marmorata*, *Python anchietae*, *Boaedon f. fuliginosus*, *Naja nigricollis nigricincta*, *Bitis a. arietans*.

Résumé

Le massif du Brandberg est un «Inselberg» à la limite est du Namib et fait partie de l'escarpement qui traverse le Sudouest Africain (Namibia) du nord au sud. La flore de cette région appartient à la zone Karroo-Namibienne. Les pluies estivales épisodiques périodiques conduisent à un climat tropical semi-désertique voire à savane sèche. L'herpétofaune connue du Brandberg ne présente pas d'importantes limites de distribution. Elle compte 41 espèces (5 amphibiens, 26 lézards, 10 serpents). Elle est décrite et les affinités aux espèces des sous-régions zoogéographiques avoisinantes sont discutées. La présence des espèces *Bufo d. dombensis*, *Tomopterna marmorata*, *Python anchietae*, *Boaedon f. fuliginosus*, *Naja nigricollis nigricincta* et *Bitis a. arietans* est démontrée pour la première fois.

Literatur

Broadley, D.G. (1975): A review of *Psammophis leightoni* and *Psammophis notostictus* in Southern Africa (Serpentes: Colubridae). — Arnoldia Rhod. 7 (13): 1—17.

— (1975): A review of the *Mabuya lacertiformis* complex in Southern Africa (Sauria: Scincidae). — Arnoldia Rhod. 7 (18): 1—16.

— (1977): A review of the genus *Psammophis* in Southern Africa (Serpentes: Colubridae). — Arnoldia Rhod. 8 (12): 1—29.

Burrage, B.R. (1973): Comparative ecology and behaviour of *Chamaeleo pumilus pumilus* (Gmelin) and *C. namaquensis* A. Smith (Sauria: Chamaeleonidae). — Ann. S. Afr. Mus. 61: 1—158.

Channing, A. (1976): Life histories of frogs in the Namib Desert. — Zool. afr. 11: 299—312.

Elzen, P. van den (1978): Observations sur l'herpétofaune du Waterberg (Namibie). — Bonn. zool. Beitr. 29 (1—3): 171—182.

— (1980): *Phrynomerus annectens* (Werner). — Rev. fr. Aquariol., Suppl. 3/80.

— (1980): Die Schlangen Südwest-Afrikas in der herpetologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig in Bonn. — Bonn. zool. Beitr. 31 (3—4): 333—356.

— (1982): *Chondrodactylus angulifer* Peters. — Rev. fr. Aquariol., Suppl. 2/82: 237, 238.

— & R. van den Elzen (1976): *Tomopterna* cf. *marmorata* (Peters, 1854) aus Südwestafrika (Amphibia, Salientia, Ranidae). — Salamandra 12 (4): 202—204.

— & — (1977): Untersuchungen zur Chorstruktur südwestafrikanischer Anuren: erste Ergebnisse. — Bonn. zool. Beitr. 28 (1—2): 108—116.

Giess, W. (1965): *Chondrodactylus angulifer* (Peters) and *Ptenopus garrulus* (Smith) from the Brandberg. — Cimbebasia 12: 16—19.

— (1981): Die in der Zentralen Namib von Südwestafrika/Namibia festgestellten Pflanzenarten und ihre Biotope. — Dinteria 15: 13—29.

— (1982): Weitere Neunachweise zur Flora des Brandberges. — Dinteria 16: 7—9.

Haacke, W. (1965): Additional notes on the herpetology of South West Africa with descriptions of two new subspecies of geckos. — Cimbebasia 11: 1—39.

— (1975): The burrowing geckos of Southern Africa, 1 (Reptilia: Gekkonidae). — Ann. Transv. Mus. 29 (12): 197—243, 2 pl.

— (1976): The burrowing geckos of Southern Africa, 4 (Reptilia: Gekkonidae). — Ann. Transv. Mus. 30 (5): 53—70.

— & F.J. Odendaal (1981): The distribution of the genus *Rhoptropus* (Reptilia, Gekkonidae) in the central Namib Desert. — Madoqua 12 (4): 199—215.

Jacobson, L. (1978): A Brandberg bibliography. — Mitt. S. W. A. wiss. Ges. 18 (10—11), suppl.

— (1979): The Brandberg: a re-investigation. — Mitt. S. W. A. wiss. Ges. 19 (10—11): 17—19.

Leser, H. (1976): Südwestafrika — eine geographische Landeskunde. — Windhoek.

McLachlan, G.R., & J.M. Spence (1967): A new species of *Pachydactylus* (*Pachydactylus oreophilus* sp. nov.) from Sesfontein, South West Africa. — Cimbebasia 21: 3—8.

Mertens, R. (1954): Neue Eidechsen aus Südwest-Afrika. — Senckenbergiana biol. 34 (4/6): 175—186.

— (1954): Eine neue Kröte aus Südwestafrika. — Senckenbergiana biol. 35 (1/2): 9—11.

— (1955): Die Amphibien und Reptilien Südwestafrikas. Aus den Ergebnissen einer im Jahre 1952 ausgeführten Reise. — Abh. senckenb. naturf. Ges. 490: 1—172.

— (1971): Die Herpetofauna Südwest-Afrikas. — Abh. senckenb. naturf. Ges. 529: 1—110.

Nordenstam, B. (1967): New species of *Felicia* and *Pentzia* (Compositae) from the Brandberg, South West Africa. — Bot. Notiser 120: 196—201.

— (1974): The flora of the Brandberg. — Dinteria 11: 1—67.

— (1982): The Brandberg revisited. — Dinteria 16: 3—5.

Robinson, M.D. (1978): Sexual dichromatism in the Namaqua chamaeleon, *Chamaeleo namaquensis*. — Madoqua 11 (1): 81—83.

— (1979): Karyology, phylogeny and biogeography of the Namaqua chamaeleon, *Cha-*

maeleo namaquensis Smith, 1831 (Chamaeleonidae, Reptilia). — Beaufortia 28 (349): 153—156.

Stuart, C.T. (1976): A note on *Pythonodipsas carinata* Günther (Western keeled snake) in South West Africa, with new distribution records. — Madoqua 9 (4): 63—64.

Van Dyk, D.E. (1977): The zoocartographic approach to anuran ecology. — Zool. afr. 6 (1): 85—117.

Walter, J.J.D. (1972): Eine Brandberg-Besteigung Ostern 1972. — Mitt. S. W. A. wiss. Ges. 13 (5): 2—7.

— (1977): Der Stand der Brandbergerkundungen. — Mitt. S. W. A. wiss. Ges. 18 (7): 1, 5—10.

— (1979): Interessantes vom Brandberg. — Mitt. S. W. A. wiss. Ges. 20 (1): 6—8, (2): 2—3.

— (1980): Erlebnisse im südlichen Brandberg. — Mitt. S. W. A. wiss. Ges. 21 (1—2): 2—9.

Wiss, H.-J. (1957): Brandberg Expedition 1955. Ein Bericht über die gesammelten und beobachteten Pflanzen. — J. S. W. A. wiss. Ges. 12: 45—68.

Anschrift des Verfassers: P. van den Elzen, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

African snake faunas

by

B. HUGHES

University of Ghana, Legon

Introduction

A fauna is the totality of different animal species found in one place, be that anything in scale between a field and a continent. It is possible to speak of the African fauna — but meaningful only if one is making comparison with other continents. I am here concerned only with snakes and with associations of species which may constitute different and distinctive faunas in different parts of Africa. It has long been recognised that species found in tropical rain forest — hereafter referred to simply as forest, are almost totally different from those found in savanna, each biome has a distinctive fauna. Likewise one might expect other distinctive biomes — deserts, montane grassland, marshs, etc., to support equally distinctive faunas. In the case of African birds — whose systematics is better known than any other group, such faunas have been documented by Moreau (1966). The mammals, less well known systematically, have fared less well in their treatment (Bigalke 1968). But enough is known to show important differences between birds and mammals: for example, one cannot distinguish a montane forest fauna among mammals but forest birds are almost as sharply segregated between montane and lowland forest as between forest and savanna.

In the course of taxonomic work on African snakes, mostly yet unpublished, I have often encountered patterns of geographic distribution reminiscent of those found among birds (Hall & Moreau 1970, Snow 1978), mammals (Grubb 1978, Kingdon 1971, 1974, 1974 a), butterflies (Carcasson 1964), and even plants (Lebrun 1947). A study of distribution patterns has led in the past to zoogeographic classifications (eg. Chapin 1932 and Moreau 1966 for birds; Schmidt 1923 for reptiles) or, more recently, to studies of speciation (eg. Hall 1963, Grubb 1978). Since Schmidt's (1923) admirable work, there have been few attempts to establish the composition and extent of herpetological faunas. Laurent (1954) has analysed herp faunas in eastern Zaire; Schmidt & Inger (1959) the amphibians of Upemba National Park, Zaire; Poynton (1964) the amphibians of southern Africa; Schiøtz (1976) the East African treefrogs (Rhacophoridae). Balletto (1968) considered the reptiles of Africa, focussing his study on Somalia, but his source maps are extremely misleading eg. his fig.

4 where *Telescopus* is omitted from West Africa and fig. 12 where *Causus resimus* is shown extending down the east African coast to South Africa but not shown in the Sudan from where the type specimen originated! His analysis is, therefore, of little value. The few who have concerned themselves with snakes commonly identify zoogeographic ''elements'' eg. Dekeyser & Villiers, 1954, Papenfuss 1969; only Loveridge (1937), Uthmoeller (1937, 1941, 1941 a, 1942), Parker (1949) and Laurent (1954) dealing with actual faunas.

My own interest originates in a listing of Ghanaian snakes (Hughes & Barry 1968) and subsequent work to extend this to West Africa. As my own experience is West African it is possible that wide ranging species may differ in habits and habitats between West and East Africa and render generalisations based on West Africa invalid. In fact, experience has shown that where inconsistencies occur they are much more likely due to inadequacies of the taxonomy. Examples will be given in the following sections where it is proposed to deal with forest, savanna, and montane faunas. There is not space to deal on this occasion with the peculiar faunas of the Cape at the southern tip of Africa or the Maghreb on the Mediterranean coast, nor to compare the desert faunas of the Sahara — largely Palaearctic, Somalia and Namibia.

Forest snakes

As indicated earlier, we are here using 'forest' as shorthand for ''rain forest'', in particular lowland rain forest, for the fauna of montane forest (above approx. 1500 m) will be considered separately.

The African forest fauna has always attracted interest because of its richness in number of species. Hamilton (1976) has most recently reviewed the distribution patterns of forest animals and plants but his paper has not been available to me and I have had to depend on a more recent paper on West African forest mammals (Robbins 1978) and older work, particularly by Moreau (1962, 1963, 1969).

The lowland rain forest extends from Sierra Leone (c. 13° W, Menzies 1966) to the Volta River, Ghana (0°), forming the Upper Guinea Forest Block and from the extreme east of Benin (2.30° E), across Cameroon and Zaire to the Uganda border (30° E), forming the Lower Guinea Forest Block (Fig. 1). It is useful to subdivide the Lower Guinea Block, as Carcasson (1964) has done (into Cameroons, Central, Congolese and Ugandan ''zones'') but we shall not consider snake distribution in such detail. Conspicuous outliers occur to the west along the Gambia (Håkansson 1981) and Casamance Rivers (Condamin & Villiers 1962) and to the east in Uganda and Kenya (eg. Kakamega Forest) and in Angola to the south (see Keay's 1959 map). Everywhere the forest extends along rivers as gallery forest (but see Swaine, Hall & Lock 1976 on the situation in Ghana) and this is obvious, even on a small scale map, in southern

Zaire. Many of the forest outliers are connected by a forest-savanna mosaic (Keay's 1959 designation) and this is so of the East African coastal forest outliers which occur from Kenya to South Africa and are otherwise quite separate from the main forest to the west.

Appendix A lists the species of snakes recorded from African Forest in selected countries. The snakes of the countries chosen are relatively well known

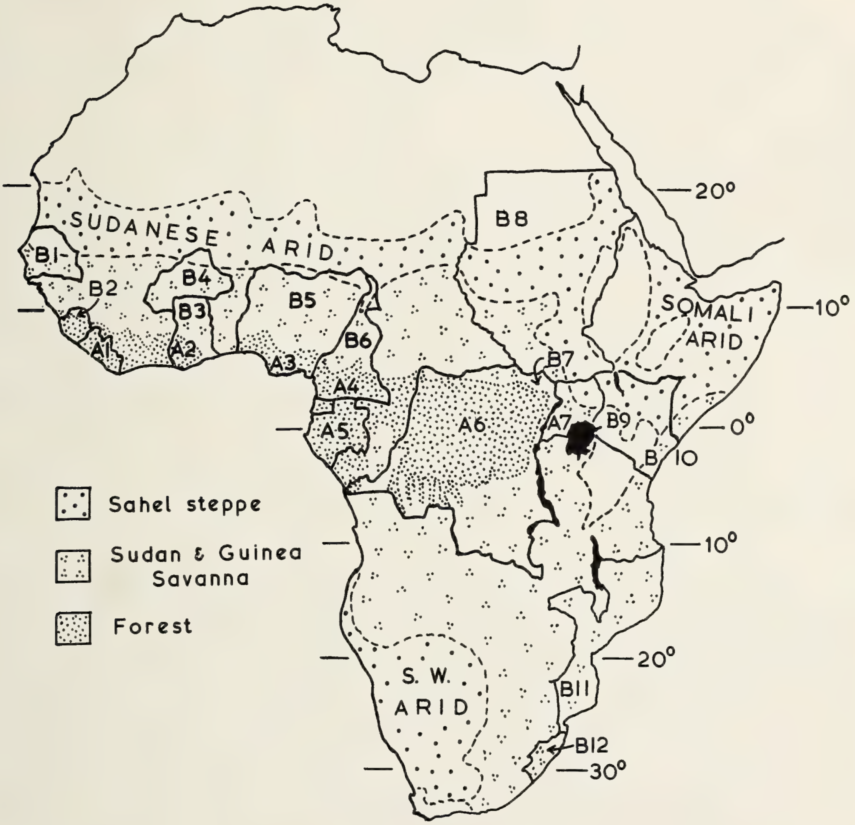

SUDANESE ARID
B1
B2
B4
B3
A1
A2
B5
A3
B6
A4
A5
A6
B8
SOMALI ARID
B7
A7
B9
B10
20°
10°
0°
10°
20°
30°
S. W. ARID
B11
B12
Sahel steppe
Sudan & Guinea Savanna
Forest

Fig. 1. African biotopes with location of territories from which derive snakes listed in appendix A (sites 1—7) and appendix B (sites 1—12). A1 Liberian forest, A2 Ghanaian forest, A3 Nigerian forest, A4 Cameroon forest, A5 Gabon forest, A6 Zaire forest, A7 Ugandan forest outliers, A8 Kakamega Forest in Kenya (not shown); B1 Senegambian savanna, B2 degraded forest and Guinea savanna of Sierra Leone, B3 Ghanaian savanna, B4 savanna of Upper Volta, B5 savanna of Nigeria, B6 savanna of Cameroon, B7 savanna of Garamba National Park and environs, Zaire, B8 savanna of Sudan, B9 savanna and steppe of inland Kenya, B10 coastal lowland savanna of Kenya, B11 savanna of southern Mozambique, B12 savanna of Natal, South Africa. (From Davis 1962).

but the list suffers from under collection of rareities (eg. *Atractaspis r. reticulata* has been recently found in Ghana but is otherwise known only from the type from Cameroon) and taxonomic inadequacies (eg. *Dasypeltis atra*, validated subsequent to Gans' (1959) revision; *Atheris* spp.). Altogether there are 105 species but not more than 77 in any one country (Zaire). The widely different totals for each country reflect two different phenomena: one is the representation of more than one fauna, in Zaire due to the vast extent of the country, in Cameroon due to a 'suture zone' between east and west faunas; and secondly depauperisation of the fauna as one nears the extreme east (Uganda and Kenya) or west (Liberia). The similar total of species from Ghana (56), Nigeria (56) and Gabon (57) suggests that these faunas are almost completely known.

Fifteen species range from Liberia to Kenya but of these are six species known to occur also in savanna. All the Kenyan records are from the west of the country, from Kakamega Forest and environs, except for *Philothamus nitidus* of which I have myself seen specimens from Lamu (Nairobi 64) and Yala River (Nairobi 65—69). *P. nitidus* is close to *P. punctatus*, a species restricted to the coastal plain, from Kenya to Mozambique, and previously confused with *P. semivariegatus* and the situation is reminiscent of Broadley's (1979) finding that in the same area *Thelotornis capensis mossambicanus*, a savanna species, shows affinities with *T. kirtlandii*, a West African forest species known no further east than in Uganda.

The number of species shared between territories decreases with increase of the distance between them (Table 1) but with certain exceptions. In every case Zaire has more species in common with West African territories than does Gabon. This is probably a result of Zaire being much larger and better collected than Gabon. The drastic reduction in common species when Uganda is reached, and even more so in Kenya, reflects the depauperisation of the fauna: all the forest species known from these countries are known also from Zaire except for *Atheris desaixi*, the only endemic. One might expect a sharp decrease in common species between Ghana and Nigeria or between Nigeria and Cameroon, reflecting the affect of the Dahomey Gap and transition from West Africa to Central Africa but this is not apparent. Robbins (1978) concluded that for forest mammals the Dahomey Gap was of little significance as a zoogeographic barrier compared to the Volta and, particularly, Niger River. Comparable statistics are difficult to extract as Robbins gives percentiles of the total fauna (57 species) under consideration but it would seem that about 82 % of those found in Ghana are to be found in Nigeria. The comparable snake figure is 91 %. The presence of 40 species of the Ghanaian fauna of 56 (ie. 71 %) in the Zaire fauna may be compared with the 157 of a total of 182 species of birds from Upper Guinea that Moreau (1966) found in the 212 species of N. E. Zaire (ie. 86 %). Zaire and Cameroons have the largest faunas and the greatest number of species in common (58) but this works out as no more than 79 % of the Cameroon's total fauna, no doubt due to the presence of endemics and western species which swell the Cameroons total but are not found in Zaire.

Table 1

	1. Liberia	2. Ghana	3. Nigeria	4. Cameroon	5. Gabon	6. Zaire	7. Uganda	8. Kenya	
1. Liberia	**44**	93	91	82	70	75	57	57	Species in common as % smaller total compared
2. Ghana	41	**56**	91	82	70	71	52	70	
3. Nigeria	40	51	**56**	89	73	77	71	70	
4. Cameroon	36	46	50	**73**	98	79	81	78	
5. Gabon	31	39	41	56	**57**	93	78	74	
6. Zaire	33	40	43	58	53	**77**	100	100	
7. Uganda	25	29	30	34	33	42	**42**	100	
8. Kenya	13	16	16	18	18	23	23	**23**	
	Species in common								**Total species**

There are few forest endemics: *Typhlops manni* and *T. leucostictus* in Liberia, *T. caecus* in Ghana, *Mehelya egbensis* in Nigeria, *Poicilopholis camerunensis*, *Polemon gracilis*, and *Typhlops zenkeri* in Cameroon, and *Boulengerina christyi*, *Helophis schoutedeni*, *Lycodonomorphus subtaeniatus*, and *Polemon robustus* in Zaire, none in Uganda but montane forest species in Kenya (*Atheris desaixi*) and Tanzania (detailed later). *P. gracilis* was until recently assigned to an endemic, monotypic genus, *Elapocalamus*. *Poicilopholis* and *Helophis* remain monotypic and endemic genera. Most of these snakes are either water snakes or burrowers and it is not surprising, therefore, that the genus *Typhlops* is well represented.

Comment should be made on the only two published lists of forest snakes: one by Loveridge (1937) for East Africa, the other by Laurent (1954) limited to ''la région des grands lacs'' of Zaire, Rwanda and Burundi. Both authors recognise six (Loveridge) or seven (Laurent) snake faunas and although their categories differ Loveridge's ''Rain Forest, usually Montane'' clearly corresponds in composition to Laurent's ''Forêt équatoriale'', ''Forêt de transition'' and ''Forêt de montagne''. Loveridge lists 44 species (and another subspecies) of which two (*Atractaspis bipostocularis* and *A. conradsi*) are synonyms (of *A. irregularis*) and 12 species are largely restricted to isolated mountains in Tanzania (Uluguru, Ukingu, Usambara, and Uzungwe — Barbour & Loveridge 1928, Broadley 1968).

These 12 are, with taxonomy updated:

Adenorhinus barbouri — Ukinga and Uzungwe.
Aparallactus werneri — Uluguru and Usambara.
Atheris ceratophorus — Usambara.
Atractaspis aterrima — Uluguru (the only specimen from Kenya or Tanzania).
Crotaphopeltis tornieri — Uluguru and Usambara.
Dipsadoboa werneri — Usambara.
Elapsoidea nigra — Uluguru, Usambara and environs.
Geodipsas procterae — Uluguru.
Geodipsas vauerocegae — Uluguru and Usambara.
Philothamnus macrops — Usambara and environs.
Typhlops gierrae — Usambara.
Typhlops uluguruensis — Uluguru.

There remains from Loveridge's list a residue of 29 species which are restricted to forest and occur at low altitudes whether or not they also occur in montane forest. These are listed here under updated names (mostly available in Loveridge 1957), arranged alphabetically, and those which also occur in the Upper Guinea Forest Block are asterisked:

Aparallactus guentheri
**Aparallactus modestus*
Atheris nitschei
**Atheris squamigera*
**Atractaspis irregularis*
**Bitis gabonica*
**Bitis nasicornis*
**Boaedon olivaceus*
**Boiga blandingi*
**Naja melanoleuca*
**Natriciteres variegata*
**Philothamnus carinatus*
Polemon christyi
Polemon gabonensis
Rhinotyphlops gracilis
**Bothrophthalmus lineatus*
**Causus lichtensteini*
**Dendroaspis jamesoni*
**Gastropyxis smaragdina*
**Hapsidophrys lineatus*
**Hormonotus modestus*
Lycophidion capense
Mehelya capensis
**Mehelya poenis*
Rhinotyphlops graueri
**Thrasops aethiopissa*
Thrasops jacksoni
**Typhlops angolensis*
**Typhlops punctatus*

Nineteen species (ie. 66 %) are common to the forests of the Upper Guinea Block and nineteen (66 %) are common to Laurent's list. The latter, totalling 38 species, includes *Grayia smythii*, *Philothamnus angolensis*, and *Thelotornis kirtlandii* which Loveridge excluded from his list on grounds of their not being exclusively forest, but if these are excluded there are still 22 species which also occur in the Upper Guinea Forest Block, ie. 61 % of the 36 strictly forest species. This figure, lower than that for East Africa, results from Laurent's total including 8 species which reach Cameroon or are endemic to it.

Species common to forest and savanna

The contrast between the faunas of forest and savanna has struck anyone who has concerned himself with the zoogeography of African animals. Thus Schmidt (1919, 1923) divided African reptiles between West African Forest and Savanna Provinces (of the Ethiopian Region), Carcasson (1964) attributed African butterflies to Sylvan or Open Formation Subregions. In the Appendices to this paper are listed 105 forest and 158 savanna snakes but each list is swollen by the addition of 16 species which occur in both habitats. It is possible that more than I have indicated are ubiquitous: Pitman (1974: 170) includes a table in which the habitats of Ugandan backfanged colubrids are classified as:

a) savanna and woodland,
b) forest,
c) marsh or in or near water,
d) dry to arid,

and he indicates that Boomslangs (*Dispholidus typus*) occur in a) and b) [and d) in case of *D. t. kivuensis*] and that *Amblyodipsas unicolor* occurs in b) alone. Loveridge (1937: 503) lists *D. typus* as one of 14 species (he lists 15 but *"Chlorophis neglectus"* is a synonym of *Philothamnus hoplogaster*), "-- which sometimes occur in rain forest, though not typical of its fauna having invaded it from the adjacent savanna", and he (Loveridge 1957: 281) says of *"Calamelaps u. unicolor"* (in coastal East Africa this is in fact *Amblyodipsas polylepis hildebrandi*, Broadley 1971 a: 654), "in the east they appear to be associated with the surviving montane or gallery forests --", an opinion followed by Broadley (op. cit.) who gives the habitat of this subspecies as, "Savanna, extending into montane evergreen forest in the Usambara Mts". Knoepffler (1966: 15) also cites *D. typus* from forest, this time in Gabon, but from the data he gives his specimen would appear to be a misidentified *Thrasops flavigularis*. *Dispholidus typus* and *Amblyodipsas polylepis* are common savanna snakes alleged to penetrate forest; this contradicts my West African experience and I have listed them as savanna snakes in Appendix B. On the other hand, I have listed two savanna snakes — *Leptotyphlops bicolor* and *Psammophis phillipsi*, as ubiquitous for in West Africa they occur in forest clearings and so penetrate the forest zone if not the actual forest biome.

The ubiquitous snakes so far considered have been savanna 'penetrants' of forest; there are as many examples of forest snakes occurring in savanna and these constitute the majority of the species I have asterisked in the Appendices to indicate their occurence in both biotopes:

1. *Afronatrix anoscopus.*
2. *Atractaspis aterrima.*
3. *A. irregularis.*
4. *Bitis gabonica.*
5. *Causus maculatus.*
6. *Dasypeltis fasciata.*
7. *Grayia ornata.*
8. *G. smythii.*
9. *Leptotyphlops bicolor.*
10. *Lycophidion irroratum.*
11. *L. ornatum.*
12. *Naja melanoleuca.*
13. *Philothamnus angolensis.*
14. *Psammophis phillipsi.*
15. *Typhlops angolensis.*
16. *T. punctatus.*

This list may be subdivided as follows:

i Savanna snakes of forest clearings (9, 14).

ii Water snakes (1, 7, 8) associated primarily with water and therefore secondarily more commonly associated with forest.

iii Forest snakes which occur extensively in savanna (5, 6, 12, 16). Some (eg. 6, 12, 16) have savanna races distinct enough to be recognised as subspecies whereas others (eg. 5) are morphologically, at least, undifferentiated.

iv Forest snakes which occur sporadically in savanna (3, 4, 10, 13). These show no racial differences and are usually very rare.

v Forest snakes in montane grassland (11, 15). *T. angolensis* is said by Roux-Estève (1974: 47) to occur in forest and wooded savanna in Angola, Zimbabwe and Cameroons but it has been listed only in Appendix A as it does not occur in savanna in any of the territories we consider here. *Lycophidion ornatum* occurs in lowland and montane forest and also in montane but not lowland savanna. The Nigerian record (from Obodu Plateau, Eastern Nigeria, now BM 1966.350) is the first from West Africa, Loveridge's (1957: 252) ''Gold Coast'' (= Ghana) specimen (MCZ 49606) having been referred to *L. irroratum* by Laurent (1968: 470).

Savanna snakes

Loveridge (1937), Parker (1949) and Laurent (1954) have analysed the snake faunas of East Africa (Uganda, Kenya and Tanzania), Somalia, and eastern Zaire, Rwanda and Burundi respectively. The lists of forest snakes given by Loveridge and Laurent have been discussed above; Loveridge and Parker provide separate lists of lowland and upland savanna snakes and Parker divides his among six geographic areas: a northern coastal plain (Guban) of very dry steppe with 12 species, six of them of eremian origin; a much more extensive plain bordering the Indian Ocean with a fauna of 49 species, largely also found in the savanna of Kenya (34 species in common), and separating the two plains a range emanating from the Ethiopian highlands with its peculiar fauna (see later) but in the maritime mountains a fauna derived largely from the neighbouring plains. The arid Guban fauna will be shown to resemble that of the West African Sudanosahel, the savanna fauna that of West African Guinea savanna.

Loveridge (1937) lists 51 coastal and 63 upland savanna forms from East Africa. The availability of a thorough checklist of Kenyan snakes (Spawls 1978), added to by Hoevers (1981), makes it expeditious to remove non-Kenyan snakes from Loveridge's list and recast his categories, first into inland and coastal forms, as in Appendix B, for many of his ''upland'' species do not occur above 1500 m or even less. And secondly to subdivide the inland species into those

a) restricted to the extreme west, around Lake Victoria;

b) occupying dry lowland across north and eastern Kenya, sometimes spreading down to the coast;

c) with wider inland distribution, often (77 % of those listed) occurring in the Kenyan Highlands (above 1500 m).

The species constituting these groups are now listed together with the 21 (of a total of 48) coastal species which are largely restricted to the coastal plain (except for *Causus resimus*, *Natriciteres olivacea* and *Philothamnus heterolepidotus* which reappear in western Kenya). Species which also occur in forest are marked with an asterisk (*) as is also done in Appendix B. A superscript ° indicates a species which also occurs on the coast.

Snakes of inland Kenya (61 species listed in Appendix B):

a) Restricted to extreme west (9 species, numbers 4, 5, and 6 are associated with water, 7 found only at lower altitudes):

1. *Atractaspis irregularis**.
2. *Causus resimus* — part, outlier on coast.
3. *Crotaphopeltis degeni*.
4. *Dromophis lineatus*.
5. *Grayia smythii**.
6. *Grayia tholloni*.
7. *Leptotyphlops emini*.
8. *Natriciteres olivacea* — part, outlier on coast.
9. *Philothamnus heterolepidotus* — part, outlier on coast.

b) Occupying dry lowland (below 1500 m) of north and east (25 species):

1. *Amblyodipsas unicolor* — known only from Kerio Valley (Broadley 1971a: other records from further east must be *A. polylepis*).
2. *Aparallactus lunulatus*.
3. *Atractaspis engdahli* — known only from Wajir Bor (Spawls 1978).
4. *A. fallax*° — hitherto synonym of *A. microlepidota*.
5. *Coluber keniensis* — Contra Spawls (1978), I have seen eight more

specimens form Baringo and Kerio Valley.

6. *Coluber florulentus* (including *smithi*).
7. *Dendroaspis polylepis* °.
8. *Echis carinatus.*
9. *Eryx colubrinus.*
10. *Hemirhagerrhis nototaenia* °.
11. *Leptotyphlops fiechteri* — known only from Lokwa Kangole, Turkana, (Spawls 1978).
12. *Micrelaps bicoloratus* °.
13. *Micrelaps vaillanti.*
14. *Naja haje* °.
15. *N. pallida.*
16. *Philothamnus semivariegatus.*
17. *Prosymna ruspoli* — new Kenyan record from Broadley (1980).
18. *Psammophis biseriatus* °.
19. *P. pulcher.*
20. *P. punctulatus* °.
21. *Rhamphiophis rostratus* °.
22. *R. rubropunctatus* °.
23. *Rhinotyphlops unitaeniatus* °.
24. *Telescopus dhara.*

c) Occupying upland (over 1500 m) and in many cases widely distributed, some (°) reaching the coast; some not occurring above 1500 m:

1. *Aparallactus jacksoni.*
2. *Bitis arietans* °.
3. *B. worthingtoni.*
4. *Causus rhombeatus* °.
5. *Crotaphopeltis hotamboeia* °.
6. *Dasypeltis scabra* °.
7. *Dispholidus typus* °.
8. *Duberria lutrix.*
9. *Elapsoidea loveridgei.*
10. *Hemirhagerrhis kelleri* °.
11. *Lamprophis fuliginosus* °.
12. *Leptotyphlops conjunctus* °.
13. *Lycophidion capense.*
14. *L. depressirostre* ° — below 1500 m.
15. *Mehelya capensis* ° — below 1500 m.
16. *Meizodon semiornatus* °.
17. *Naja melanoleuca* * °.
18. *Naja nigricollis* — rare over 1200 m except Nairobi area.
19. *Philothamnus battersbyi.*
20. *Prosymna ambigua* — below 1500 m.

21. *Psammophis phillipsi.*
22. *P. sibilans* °.
23. *Psammophylax variabilis.*
24. *Pseudaspis cana.*
25. *Python sebae* °.
26. *Scaphiophis albomaculatus* — below 1000 m.
27. *Typhlops lineolatus.*

Snakes of the coastal lowlands — 48 species listed in Appendix B, those found elsewhere marked with superscript ° in those lists, following restricted to coast except nos. 6, 15 and 16 which also occur in extreme west but not between:

1. *Amblyodipsas teitana.*
2. *Aparallactus guentheri.*
3. *A. turneri.*
4. *Atractaspis bibronii.*
5. *Causus defilippi.*
6. *Causus resimus.*
7. *Dasypeltis medici.*
8. *Dendroaspis angusticeps.*
9. *Dipsadoboa aulicus.*
10. *Leptotyphlops boulengeri.*
11. *L. longicauda.*
12. *Lycophidion capense.*
13. *Mehelya nyassae.*
14. *Meizodon coronatus.*
15. *Natriciteres olivacea.*
16. *Philothamnus heterolepidotus.*
17. *P. hoplogaster.*
18. *P. punctatus.*
19. *Rhinotyphlops pallidus.*
20. *R. schlegeli.*
21. *Thelotornis capensis.*

Section c) could be subdivided according to the range of the component species but my aim is not analysis into faunal 'elements' but establishment of what constitutes a total fauna.

From Appendix B it is possible to record the number of species shared by any two areas (Table 2). The Kenyan coastal fauna has 27 out of 48 (or 56 %) species in common with the inland faunas which is very low for two neighbouring territories, only the pair Coastal Kenya / Southern Mozambique being lower (54 %) and no other less than 72 % (Inland Kenya / Sudan pair). This reflects coastal Kenya being a watershed between faunas of Southern and Northern African savannas.

Two of the three species with a discontinuous distribution in Kenya — found on the coast and near Lake Victoria, are West African species (*Natriciteres olivacea* and *Philothamnus heterolepidotus*). Southern African species are found amongst the coastal fauna — *Atractaspis bibronii* (of which, however, there is a single specimen from Garamba, northern Zaire — see Schmidt 1923, contra Laurent 1945, 1950), *Causus defilippi*, *Dendroaspis angusticeps* (but misapplied to inland *polylepis* by Loveridge 1937: 496), *Dipsadoboa aulicus*, *Philothamnus hoplogaster*, *Telescopus semiannulatus*; and amongst the inland fauna, at higher (1500 m) altitudes — *Duberria lutrix* and *Pseudaspis*

Table 2

	1. Senegambia	2. Sierra Leone	3. Ghana	4. Upper Volta	5. Nigeria	6. Cameroon (inland)	7. Garamba N.P., Zaire	8. Sudan	9. Kenya inland	10. Kenya coast	11. southern Mozambique	12. Natal, S. Africa	Species in common as % smaller total compared
1. Senegambia	**43**	87	77	81	88	74	49	51	40	26	28	26	
2. Sierra Leone	20	**23**	96	74	96	83	61	65	52	39	35	35	
3. Ghana	33	22	**55**	89	87	78	66	50	36	27	22	20	
4. Upper Volta	35	17	41	**46**	91	74	51	46	35	24	22	17	
5. Nigeria	38	22	48	42	**58**	83	66	59	41	31	24	24	
6. Cameroon (inland)	32	19	42	34	44	**53**	83	62	45	33	26	27	
7. Garamba N.P., Zaire	17	14	23	18	23	29	**35**	67	60	40	37	37	
8. Sudan	22	15	27	21	32	33	26	**54**	72	46	33	26	
9. Kenya inland	17	12	20	16	24	24	21	36	**61**	56	34	33	
10. Kenya coast	11	9	13	11	15	16	14	22	27	**48**	54	42	
11. southern Mozambique	12	8	12	10	13	14	13	18	19	26	**55**	71	
12. Natal, S. Africa	11	8	10	8	12	14	13	13	17	20	36	**51**	
	Species in common												**Total species**

cana. The importance of the coastal 'tropical corridor' has been recognised as the route south for tropical species entering South Africa (Broadley 1962 a) but it also functions as a northward route into Kenya and Somalia (eg. *Philothamnus punctatus* and *Rhinotyphlops schlegeli*).

Comparing Kenya with territories to the west (Table 2) faunal similarity increases to 72 and 74 % between the pairs Inland Kenya/Sudan and Sudan/Garamba National Park (Northern Savanna of Zaire) and then jumps to 83 % between Garamba/Cameroon and continues high into West Africa, reflecting the range of many species throughout the Sudanese Subprovince (Table 3).

The figures tend to be misleadingly high when the number of species known from one territory is small eg. only 23 from Sierra Leone, leading to a 96 % similarity with Ghana whose fauna (of 54 species) is much better known and therefore more likely to include the commoner species of Sierra Leone. One

Botanic areas		Latitude north at approx. longitude 2°W (Ghana/Upper Volta)	Faunal areas					
Engler 1910 in Schmidt 1923:399	Keay 1959		Schmidt 1923:7	Noble 1924:152 ''convenient areas''	Carcasson 1964:134 ''faunistic division''	Schmidt & Inger 1959:194 ''faunal division''	Moreau 1952:889 ''biotic divisions''	Davis 1962 in Bigalke 1968:276 ''biotic zones''
Desert Region	desert		Saharan Subregion	(omitted)	(omitted)	(omitted)	(omitted)	(omitted)
	subdesert steppe	19			Sudanese open formation	Sudanese semi-arid grassland	Sudanese arid	Sudanese Arid
Sudanese savanna Subprovince	wooded steppe (Sahel savanna)	17½	Sudanese Subprovince	Senegambian Sudan				
	dry savanna (Sudan savanna)	14				N/W Sudan grassland savanna	Northern savanna	Northern savanna
	moist savanna (Guinea savanna)	10½			Western Lowland Forest			
Western Forest Province (forest indicated on map)	forest/savanna mixture	8+	West African Forest Province					
	forest	8−		Portugese Guinea—Nigerian forest		Liberia—Ivory Coast rainforest	lowland forest	lowland forest
		coastline						

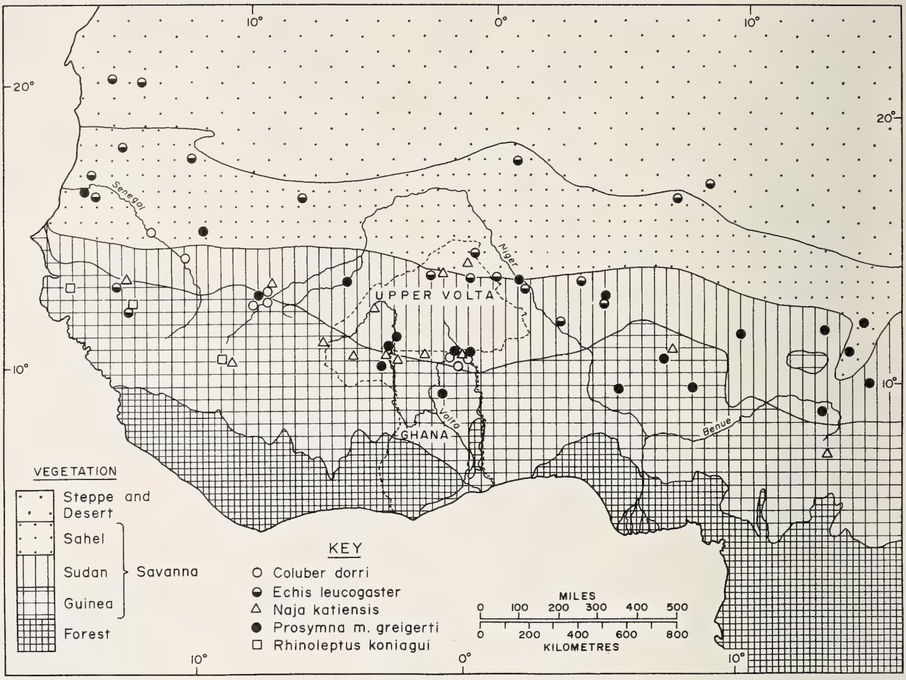

10°
0°
10°
20°
20°
10°
10°
Senegal
Niger
UPPER VOLTA
Volta
GHANA
Benue
VEGETATION
Steppe and Desert
Sahel
Sudan
Savanna
Guinea
Forest
KEY
○ Coluber dorri
◒ Echis leucogaster
△ Naja katiensis
● Prosymna m. greigerti
□ Rhinoleptus koniagui
MILES
0 100 200 300 400 500
0 200 400 600 800
KILOMETRES
10°
0°
10°

Fig. 2. Distribution of West African savanna snakes: West African endemics.

should also bear in mind the disparity in the areas considered cf. for example territories B 2 and B 8 (Fig. 1). Apart from these sampling complications, reference to Fig. 1 shows territories B 1, B 4, B 6 and B 8 to span both Sudanese Arid and Northern Savanna Zones and perhaps, therefore, to include slightly different faunas. This is the subject of the next section.

Sudanese arid and northern savanna faunas

Figure 1 shows the extent of Northern Savanna — between the coastal forest on the one hand and the subdesert steppe of the Sudanese Arid on the other. The extent of these zones and the equivalence of terms used by other authors is shown in Table 3. Some authors (eg. Schmidt 1923, Carcasson 1964) have not differentiated the savanna/steppe of West Africa (Schmidt's ''Sudanese Subprovince'') but division into Sudanese Arid steppe and subdesert on the one hand and Northern Savanna on the other (eg. Davis 1962) has had wide acceptance. The boundary between these plant-based, ecogeographic zones approximates 14° N in the Ghana/Upper Volta transect (about 2° W) and reference to Figs. 5 and 6 shows the boundary to coincide with the northernmost limit of many Guinea Savanna snakes. But a more important boundary as regards the distribution of savanna snakes seems to be that between Guinea and Sudan savannas, at about 11° N at the Ghana/Upper Volta longitude. Reference to Figs. 3, and 5 (right column) will show that no desert snakes pass south of this boundary and the inland range of many coastal, Guinea Savanna snakes (Fig. 5, left column) terminate about this point. Indeed, considering snakes alone, it would seem that the greatest faunal change in the savanna is the fading out of southern species, commencing coincident roughly with the Guinea/Sudan vegetational boundary, not with the Sudan/Sahel boundary. Villiers (1975: 55) has stated this earlier, but without supporting documentation: ”In fact, both the Sahel and Sudan Zones are of mixed character due to the intrusion of external elements: the Sahel Zone by penetration of forms from the Sahara Desert and absence of forms of the Guinea Savanna, the Sudan Zone by the presence of certain Guinea forms and the absence of Saharan forms.” (my translation).

The recognition of two savanna faunas has two immediate consequences: one is the realisation that many of the savanna sample areas shown in Fig. 1 not only transgress the traditional boundary between Sudanese Arid and Northern Savanna zones but also the newly recognised Guinea/Sudan savanna faunal boundary. Applied to Ghana and Upper Volta — from where we have most data, this means that the snake fauna of the extreme north of Ghana (north of 10°.30 N) resembles that of most of Upper Volta whereas that of the southwest corner of Upper Volta is more like that of the greater part of Ghanaian savanna. Those species restricted to southwest Upper Volta in fact range further north than the Guinea/Sudan savanna boundary (at about 11.00° N) and may be listed according to northward range:

Dendroaspis polylepis (no. 40 in Appendix B and C and Fig. 5)	9°.54’ N
Afronatrix anoscopus (no. 1)	10°.50’ N
Natriciteres olivacea (no. 106)	11°.06’ N
Grayia smythii (no. 59)	11°.51’ N
Gonionotophis granti (no. 57)	12°.23’ N
Dispholidus typus (no. 42)	12°.25’ N
Meizodon coronatus (no. 95)	12°.25’ N
Atractaspis dahomeyensis (no. 18)	12°.28’ N
Naja melanoleuca (no. 102)	12°.28’ N

The Black Mamba (*Dendroaspis polylepis*) is known from a single specimen so its range is unknown, but *Afronatrix*, *Grayia smythii* and perhaps to some extent *Natriciteres olivacea* are water snakes apparently associated with the Comoe and Black Volta Rivers. The remaining show a remarkable coincidence of northward limiting latitude although without obvious reason. These are all, with the exception of the Black Mamba, southern species of Guinea savanna whereas the species confined within Ghana to its northernmost Upper Region are invaders of or endemic to the drier, more northern Sudanosahel

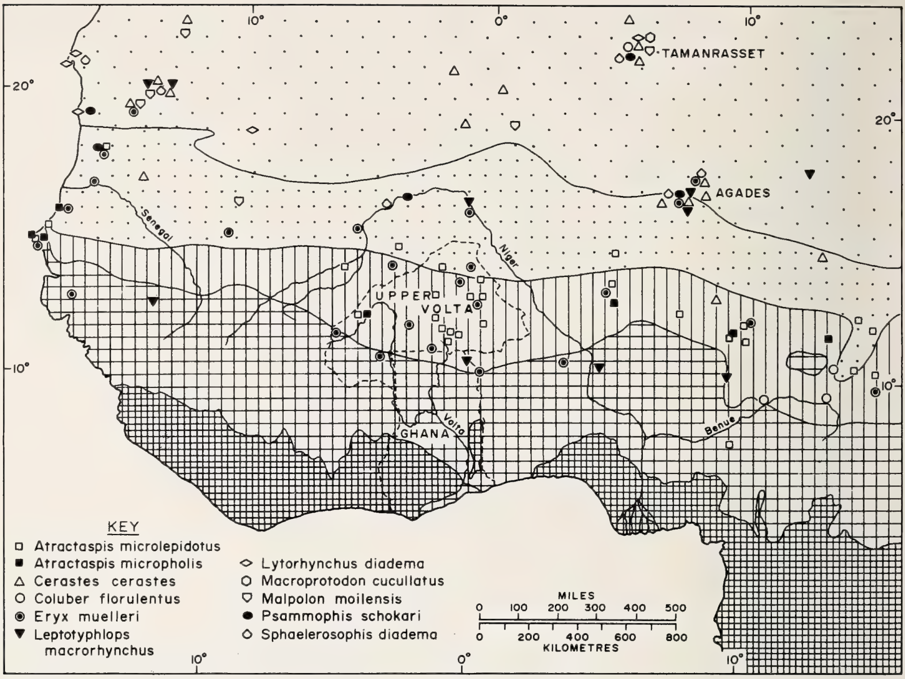

10°
0°
10°
20°
20°
10°
10°
TAMANRASSET
AGADES
Senegal
Niger
UPPER VOLTA
GHANA
Volta
Benue
KEY
□ Atractaspis microlepidotus
■ Atractaspis micropholis
△ Cerastes cerastes
○ Coluber florulentus
◉ Eryx muelleri
▼ Leptotyphlops macrorhynchus
◇ Lytorhynchus diadema
○ Macroprotodon cucullatus
▽ Malpolon moilensis
● Psammophis schokari
◇ Sphaelerosophis diadema
MILES
0 100 200 300 400 500
0 200 400 600 800
KILOMETRES
10°
0°
10°

Fig. 3. Distribution of West African savanna snakes: the desert invaders.

savanna as now indicated:

Aparallactus lunulatus — East African invader,
Coluber dorri — endemic to West Africa,
Leptotyphlops macrorhynchus — desert invader,
Naja haje — East African invader,
Naja katiensis — endemic to West Africa.

The two East African invaders (*Aparallactus lunulatus* and *Naja haje*) occur widely in West African Sudanosahel savanna and are representatives of a larger group (Fig. 4) which penetrate West Africa to differing extent. Some (group ”a” below) are known only from eastern Nigeria and do not penetrate further into West Africa; others (group ”b” below) are known from well inside West Africa but often from few localities and as their identification too has frequently been in doubt it may be as well to document their occurrence:

a) East African non-penetrants of West African savanna.

Causus resimus — not known further west than Garoua Boulai (5.53 N 14.33 E), Cameroon but very likely occuring in Sudanosahel savanna of northeastern Nigeria (Hughes, 1978) and possibly present among the 633 specimens of „*Causus maculatus*” of which Roman (1973 a) has examined only 112.

Causus rhombeatus — definitely known from Dilli in Nigerian Sudan savanna (Johnsen 1962, cited in Hughes 1978).

Eryx colubrinus — documented only from Tabello and Agades in subdesert or wooded (Sahel) steppe (Villiers 1950: 338).

Naja pallida — two specimens from Irabellaben, Air (Villiers 1950 c) in subdesert steppe, greatly extend the range of this species from Garamba and Faradje in Zaire (Schmidt 1923) towards West Africa and if a specimen from ''Deutsch-Kamerun'' in the Naturhistorisches Museum, Vienna is correctly attributed this species may reach West Africa.

b) East African penetrants of West African savanna.

Aparallactus lunulatus (no. 12 in Fig. 5) is not known west of Bobo-Dioulasso (11.11 N 04.18 W) in Upper Volta (Roman 1969) or south of Binaparba (09.14 N 00.46 E) in Togo (Hulselmans, de Roo & de Vree 1970), ranging from Sudan to Guinea savanna.

Dendroaspis polylepis (no. 40 in Fig. 5) — twice recorded from Senegal (Villiers 1954, 1956) in Sudan savanna, once in Upper Volta (Roman 1973 a), surprisingly from Mangodara (9.54 N 4.21 W) in Guinea savanna.

Elapsoidea semiannulata (no. 53 in Fig. 5) — widely present in Sudan and northern Guinea savanna (Broadley 1971).

Grayia tholloni — unpublished specimens in the British Museum, 1955.1.4.70 from Kotu stream, south of Bathurst, Gambia and 1937.12.4.47 from Makurdi, Nigeria together with another in the University of Zaria collection from Mubi in Nigeria (mapped Fig. 4). I am indebted to Miss Grandison for first drawing my attention to the Gambian specimen.

Hemirhagerrhis nototaenia — a single specimen has been mentioned from Togo (Hulselmans, de Vree & van der Straeten 1971) but without further details, even of locality.

Lycophidion capense — misidentification of West African specimens as *L. capense* (eg. by Loveridge 1957: 253) has been so prevalent that Laurent (1968: 464) discounts previous identifications. However, *L. capense* does occur in eastern Nigeria (Fig. 4) and Roman's (1973 a) specimen from Upper Volta (without locality) is substantiated by his photograph (Roman 1969). Nigerian records are in Sudan and Guinea savanna.

Naja haje (no. 100 on Fig. 5) — widespread and long known (eg. Villiers 1950 c) from West African Sudanosahel savanna.

Philothamnus angolensis (Fig. 3) is the correct name for what has long been known in East and Southern Africa as *P. i. irregularis*, the latter being restricted to West Africa (Cameroon and west). *P. angolensis* is not to be expected in West Africa but two specimens purport to be from Senegal: one, without further locality, was collected by Dr. Audeoud and is in the Muséum d'Histoire Naturelle, Genève (744.05); the other was collected by R. P. Ber-

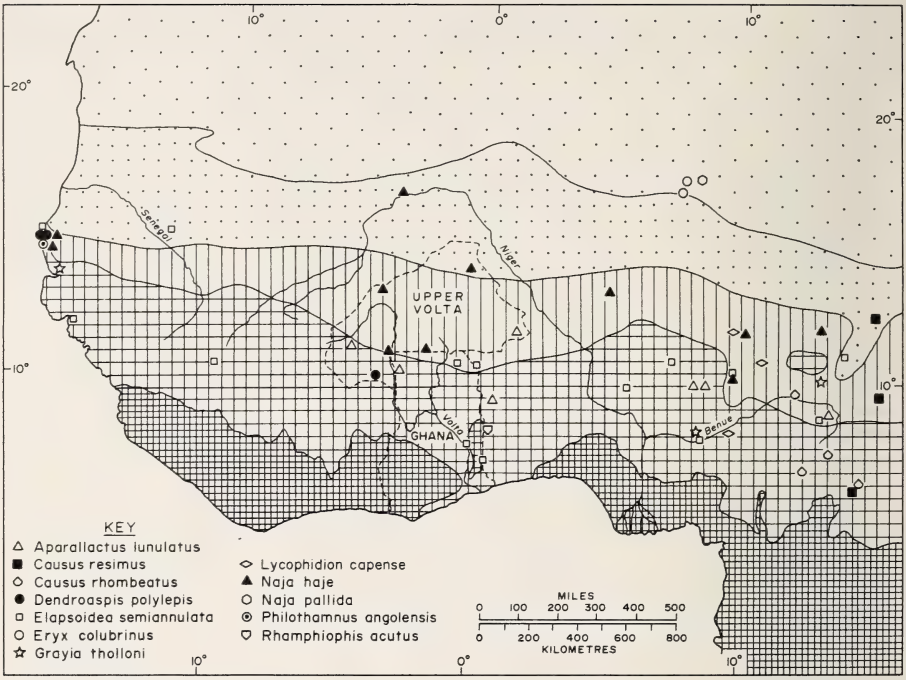
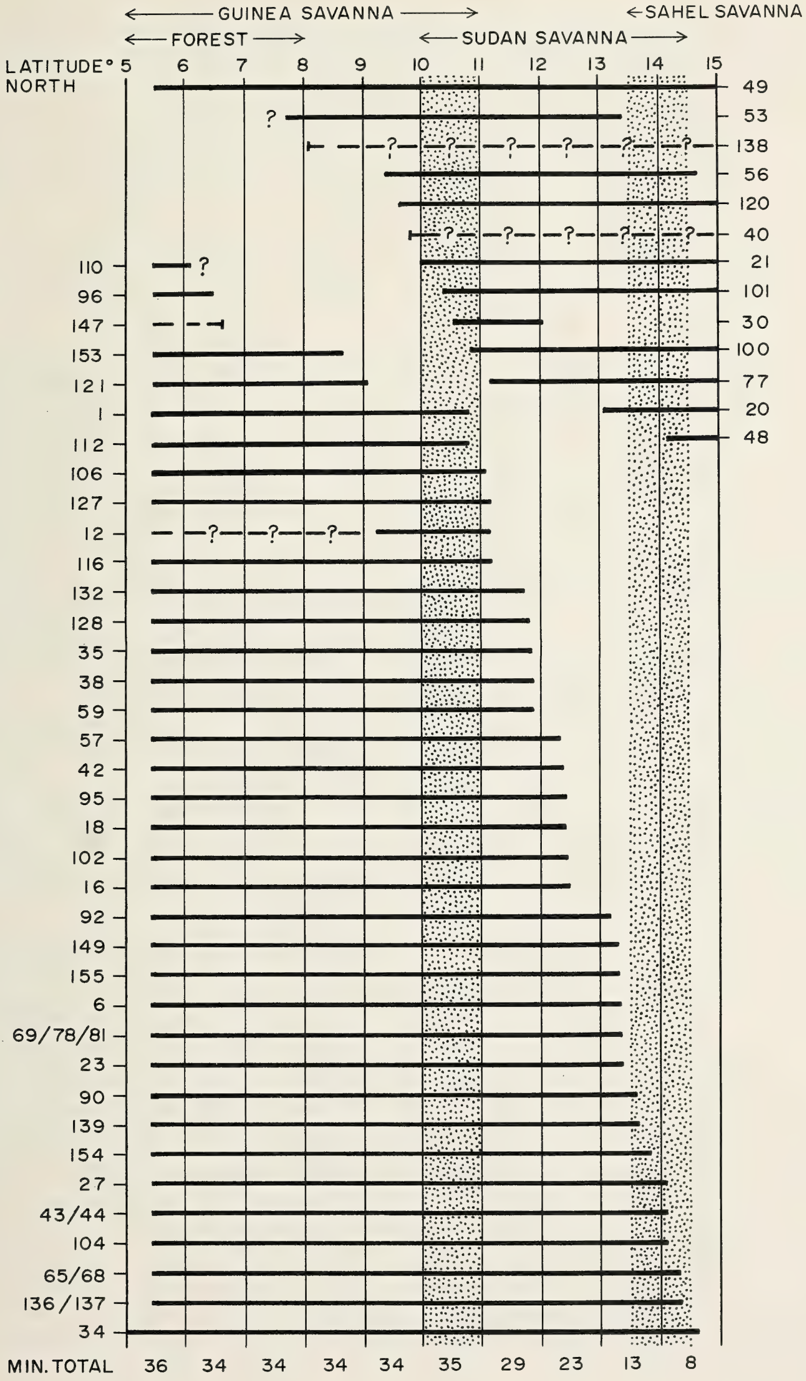

10°
0°
10°
20°
20°
10°
10°
Senegal
Niger
UPPER VOLTA
GHANA
Volta
Benue
KEY
△ Aparallactus lunulatus
■ Causus resimus
◇ Causus rhombeatus
● Dendroaspis polylepis
□ Elapsoidea semiannulata
○ Eryx colubrinus
☆ Grayia tholloni
◇ Lycophidion capense
▲ Naja haje
○ Naja pallida
⊙ Philothamnus angolensis
▽ Rhamphiophis acutus
MILES
0 100 200 300 400 500
0 200 400 600 800
KILOMETRES
10°
0°
10°

Fig. 4. Distribution of West African savanna snakes: the East African invaders.

Fig. 5. Latitudinal ranges of the savanna snakes of Ghana and Upper Volta: to the left snakes which reach the coast (except no. 12: *Aparallactus lunulatus* and perhaps no. 147: *Scaphiophis albomaculatus*) and are primarily snakes of Guinea savanna, to the right snakes which do not reach the coast (except 49 — *Echis ocellatus*) and are primarily snakes of Sudan and Sahel savanna. The latter include some of the invaders and endemics whose distribution is mapped in Figs. 2 to 4. The numbers are those used in Appendix B. Key to species: 1 *Afronatrix anoscopus*, 6 *Amblyodipsas unicolor*, 12 *Aparallactus lunulatus*, 16 *Atractaspis aterrima*, 18 *Atractaspis dahomeyensis*, 21 *Atractaspis microlepidota*, 22 *Atractaspis micropholis*, 23 *Bitis arietans*, 27 *Causus maculatus*, 30 *Coluber dorri*, 34 *Crotaphopeltis hotamboeia*, 35 *Dasypeltis fasciata*, 38 *Dasypeltis scabra*, 40 *Dendroaspis polylepis*, 42 *Dispholidus typus*, 43 *Dromophis lineatus*, 44 *Dromophis praeornatus*, 48 *Echis leucogaster*, 49 *Echis ocellatus*, 53 *Elapsoidea semiannulata*, 56 *Eryx muelleri*, 57 *Gonionotophis granti*, 59 *Grayia smythii*, 65 *Lamprophis fuliginosus*, 68 *Lamprophis lineatus*, 69 *Leptotyphlops bicolor*, 77 *Leptotyphlops macrorhynchus*, 78 *Leptotyphlops narirostris*, 81 *Leptotyphlops sundevalli*, 90 *Lycophidion semicinctum*, 92 *Mehelya crossi*, 95 *Meizodon coronata*, 96 *Meizodon regularis*, 100 *Naja haje*, 101 *Naja katiensis*, 102 *Naja melanoleuca*, 104 *Naja nigricollis*, 106 *Natriciteres olivacea*, 110 *Philothamnus heterolepidotus*, 112 *Philothamnus irregularis*, 115 *Philothamnus semivariegatus*, 116 *Polemon neuwiedi*, 120 *Prosymna meleagris greigerti*, 121 *Prosymna m. meleagris*, 127 *Psammophis elegans*, 128 *Psammophis phillipsi*, 132 *Psammophis sibilans*, 136 *Python regius*, 137 *Python sebae*, 138 *Rhamphiophis acutus*, 139 *Rhamphiophis oxyrhynchus*, 147 *Scaphiophis albomaculatus*, 149 *Telescopus variegatus*, 153 *Typhlops lineolatus*, 154 *Typhlops punctatus*.


GUINEA SAVANNA
SAHEL SAVANNA
FOREST
SUDAN SAVANNA
LATITUDE° NORTH
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
49
53
138
56
120
40
21
101
30
100
77
20
48
110
96
147
153
121
1
112
106
127
12
116
132
128
35
38
59
57
42
95
18
102
16
92
149
155
6
69/78/81
23
90
139
154
27
43/44
104
65/68
136/137
34
?
MIN. TOTAL
36
34
34
34
34
35
29
23
13
8

haut at Sebikotané, Senegal, was published by Villiers (1963) as *„Philothamnus irregularis* subsp. *irregularis"* and is in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (1964: 144) where I have seen it. Either occurrence alone would be considered in error, together and in the light of the other records from the environs of Dakar (Fig. 3) it begins to look as though another East African species (unknown in Kenya but common in Uganda) may extend far beyond its known western limit in Cameroon.

Rhamphiophis acutus (no. 138 in Fig. 5) — known in West Africa from three Togolese and one Ghanaian specimen (Fig. 4), all from Guinea savanna (Broadley 1971).

It can be seen that East African savanna species penetrate West Africa at various latitudes, in different vegetation zones, and to varying degree. Other species found only in the extreme north of Ghana are either endemic to West Africa or are associated with desertification of the Sahara and range into Asia. The endemics (Fig. 2) are largely confined to the Sudanosahel zone and their restriction to West Africa can be accounted for only in historical terms — a matter to be discussed elsewhere. The desert invaders (Fig. 3) are represented in Ghana by only *Leptotyphlops macrorhynchus* but it should be emphasized that other species may have originated in this way (eg. *Echis ocellatus*) but are excluded from our list because they reach the coast. *Leptotyphlops macrorhynchus* might also be excluded on these grounds for there is a specimen from Achimota, near Accra (Villiers 1950 c) but although I have checked the specimen and can confirm its identification the lack of confirmatory specimens from such a well-collected area (Achimota School) suggests incorrect origin of the specimen. From elsewhere in West Africa desert invaders penetrate southwards to varying degrees (Fig. 3). *Cerastes vipera*, *Lytorhynchus*, *Macroprotodon*, *Malpolon*, *Psammophis schokari*, *Spalerosophis*, and *Telescopus dhara* are confined to desert and subdesert steppe and are not part of the Ethiopian fauna, representing a Palaearctic fauna which extends with the desert into Asia and in many cases (eg. *Leptotyphlops macrorhynchus*, *Spalerosophis diadema*, *Psammophis schokari*) reaching as far as Pakistan (Minton 1962). *Cerastes cerastes* is also virtually confined to the same habitats but a record from Dungas (13.04 N 9.20 E) in Nigerian Sudan savanna seems well documented (Pellegrin 1909). Other desert invaders — listed on Fig. 3, range into Sudan savanna (eg. *Coluber florulentus*) or even Guinea savanna (eg. one record of *Atractaspis microlepidota* from Wukari, 7.51 N 9.47 E, well south of other records), and some are largely confined to the Sudanosahel (eg. *Atractaspis microlepidota* and *A. micropholis*, and *Eryx muelleri*).

If comparison is now made with East Africa (Tables 2 and 4, Appendix B and lists in chapter on savanna snakes) we find that of the snakes restricted to the Kenyan coast only four are known from West Africa and these are all species with a discontinuous distribution, being found near Lake Victoria in the extreme west of Kenya as well as on the coast. These species are:

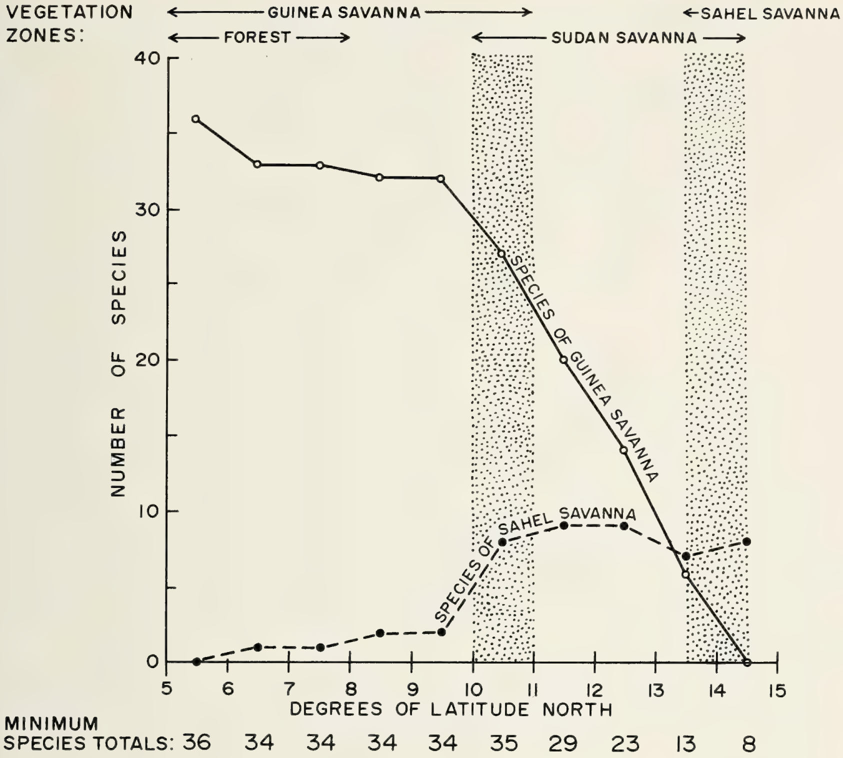


Fig. 6. Changes in the numbers of species of Guinea or Sudanosahel savanna snakes at different latitudes in Ghana and Upper Volta, centred about longitude 2° W. Compare with Fig. 5 from which data derived. Shaded latitudes indicate approximate extent of transition from one vegetation type to another.

Causus resimus — non-penetrant in West Africa,
Meizodon coronatus
Natriciteres olivacea } West African penetrants.
Philothamnus heterolepidotus

But the total snake fauna of the Kenyan coast amounts to 48 species (Appendix B and Table 4) and of these 17 (or 35 %) reach West Africa. The Kenyan inland fauna (of 61 species) includes 30 (or 49 %) West African species. Most of the species also found in West Africa occur there throughout Guinea savanna but others get no further than eastern Nigeria or Niger and are considered non-penetrant whilst others are penetrant but restricted to the Sudanosahel:

Causus rhombeatus
Eryx colubrinus } non-penetrant species.
Naja pallida
Telescopus dhara

Aparallactus lunulatus
Naja haje } penetrant but restricted to Sudanosahel zone.

All the non-penetrants and the two Sudanosahel penetrants are, in Kenya, snakes of the dry lowland and it is with this biotope that the West African Sudanosahel fauna seems to have affinity. The dry lowland fauna includes five penetrants of West African Guinea savanna but these are mostly rare and of recent discovery (*Coluber florulentus*, *Dendroaspis polylepis*, *Hemirhagerrhis nototaenia*), only two (*Amblyodipsas unicolor* and *Philothamnus semivariegatus*) occurring commonly. The fauna of the dry coastal (Guban) plain of Somalia which was mentioned earlier has several species in common with the Kenyan lowland dry fauna and West African steppe and Sudanosahel savanna viz. *Coluber florulentus*, *Eryx colubrinus*, *Naja pallida*, *Psammophis schokari*, and *Telescopus dhara*. Some of these are considered 'desert invaders' of West Africa (Fig. 3) and their number increases if comparison is made with a fauna from further north: In an Egyptian checklist Marx (1968) includes *Cerastes cerastes* and *C. vipera*, *Leptotyphlops macrorhynchus*, *Lytorhynchus diadema*, *Macroprotodon cucullatus*, *Malpolon moilensis*, *Psammophis schokari*, *Spalerosophis diadema*, and *Telescopus dhara*. This is clearly the Saharan fauna which in West Africa dies away in the Sudan zone.

Table 4

Kenyan territory	Number of species	Number of West African species present —		
		total	non-penetrant	as % total fauna
coast	48	17	2	35
inland (excepting dry lowland)	37	20	2	54
dry lowland	24	10	3	42

Montane faunas

The existence of a distinctive montane forest bird fauna was mentioned in the introduction. Not only is this fauna distinct from the fauna of the forest below about 1500 m but related birds occur on isolated montane forest outliers in East Africa, southern Sudan, Ethiopia, Cameroon and even as far west as Mt Nimba, Guinea (Moreau 1966, Forbes-Watson 1967). Mountains and highland above 1500 m may be occupied by grassland — "montane savanna", often derived from montane forest by human destructiveness. Above about 3500 to 4000 m there occurs an "Afroalpine moorland" which is again open country. The only snake associated with the latter known to me is *Atheris hindii*, endemic to the Aberdare and Kenya Mountains at over 2833 m (Ionides & Pitman 1965, Spawls 1978). Two other montane vipers are endemic to Kenya: *Bitis worthingtoni* which occurs from the western flank of the Aberdare Range, across the Rift Valley to Eldoret, everywhere above 1500 m; and *Atheris desaixi*, known only from forest on Mt Kenya (at 1600 m, Ashe 1968) and the Nyembeni Range (Spawls 1978). Several other Kenyan snakes occur above 1500 m, to the heights indicated in parentheses (Spawls 1978):

Dasypeltis ''scabra'' (including *D. atra,* 3000 m).
Dispholidus typus (2000 m).
Duberria lutrix (1500 m plus).
Mehelya capensis (2000 m).
Meizodon semiornatus (2500 m).
Psammophis phillipsi (2500 m).
P. sibilans (2000 m).
Psammophylax variabilis (3500 m, Broadley 1977).

Most are species which range widely throughout African savanna and occur commonly down to sea level but some (eg. *Duberria lutrix*, *Mehelya capensis*, *Meizodon semiornatus*, and *Psammophylax variabilis*) are southern African species which range north at higher altitudes. Other South African snakes exhibit this phenomenon: *Amplorhinus multimaculatus*, *Bitis atropos*, *Hemachatus haemachatus*, and *Psammophis crucifer* occur as relict populations in montane grassland at about 2000 m in Inyanga National Park, eastern Zimbabwe (Broadley 1962); and Laurent (1956) has described new races of *Duberria lutrix*, *Lycodonomorphus whytei*, *Psammophylax tritaeniata* and *Pseudaspis cana* from above 1500 m in eastern Zaire, Rwanda and Burundi.

Endemic montane species are also found in Ethiopia (*Bitis parviocula*, *Coluber taylori*, *Pseudoboodon lemniscatus*) and on Uzungwe (*Adenorhinus barbouri*), Uluguru (*Aparallactus werneri*, *Crotaphopeltis tornieri*, *Geodipsas procterae*, *G. vauerocegae*, *Prosymna ornatissima*, *Typhlops uluguruensis*), and Usambara Mts (*Atheris ceratophorus*, *Aparallactus werneri*, *Crotaphopeltis tornieri*, *Geodipsas vauerocegae*, *Philothamnus macrops*, *Typhlops gierrai*) in Tanzania (Barbour & Loveridge 1928, Loveridge 1957). These mountains harbour peculiar, endemic amphibians (eg. *Bufo* and *Nectophrynoides* spp. — Grandison 1972, 1978) and Amiet (1976) has described many new amphibians from the mountains of Cameroon but the latter lacks a peculiar snake fauna. The only snake species which may prove peculiar to the Cameroon Mts is *Lycophidion ornatum* of which there is a specimen in the British Museum (1966: 351) from Obudu, immediately across the border in Nigeria. This species is known from montane forest in Kenya (Spawls 1978), eastern Zaire (Laurent 1956), and Angola (Parker 1936): the Nigerian specimen is from montane grassland.

Only three of the 24 snakes listed by Mertens (1964) from Fernando Po occur above 1000 m and these (*Atheris squamigera*, *Thrasops aethiopissa* and *T. flavigularis*) are found elsewhere at lower altitudes. In the Usambara Mts (Barbour & Loveridge 1928), of the 26 snake species listed from forest or forest edge between 900 and 2400 m, at most 12 are in fact forest snakes and perhaps 7 not found at lower altitudes. Likewise, on Kilimandjaro, Meru and Hanang Mts, Tanzania, Uthmöller (1942) found 11 species above 1700 m, all in forest or forest edge but three also occurring in steppe, but none being species usually associated with forest and all occurring in savanna at lower altitudes. These were:

Aparallactus capensis,
Bitis arietans,
Boaedon lineatus,
Crotaphopeltis hotamboeia,
Dispholidus typus,
Duberria lutrix,
Lycophidion capense,
Natriciteres olivacea,
Psammophis angolensis,
P. phillipsi,
Psammophylax tritaeniatus.

Summary

African snakes are mostly found in forest or savanna, not in both. The occurrence of species in selected areas of Africa has been documented in Appendixes A and B and comparison made in Tables 1 and 2. About 70 % of the species range throughout the forest and the number of species shared by neighbouring sample areas is usually more than 90 %. There is no marked difference between areas within or without West Africa, nor on either side of the Dahomey Gap, contrary to what might be expected. Species and generic endemism is greatest in Cameroon and Zaire. Very few snakes are limited to montane forest, this biome being largely populated by species which occur in lowland forest. Some of the montane species, perhaps originally forest, now survive in montane grassland.

About 25 to 30 % savanna snakes occur widespread in African savanna and the proportion shared by neighbouring sample areas is high — 83 to 96 % except for the inland and coastal Kenya whose index of similarity is only 56 %. This reflects the faunal break between Northern and Southern Savanna. An attempt is made to further divide Kenyan inland snake faunas into i extreme western, ii dry lowland, and iii upland.

Sixteen species which occur in forest and savanna are listed and classified according to their pattern of occurrence in the two very different biomes.

The latitudinal ranges of West African savanna snakes are shown by means of maps (Figs. 2—4) and diagrams (Figs. 5 & 6) to indicate a major faunal change at the Guinea/Sudan Savanna boundary with most of the desert species not extending south of this point and Guinea savanna species decreasing in number to the north of it until none is known beyond the Sudan/Sahel boundary. Villiers (1975) has earlier recognised a faunal change within the savanna but has identified the Sudan/Sahel boundary as the transition point whereas, in fact, it seems the Guinea/Sudan boundary is of greater importance. Examination of the northward range limits of species restricted to the south west of Upper Volta, — all but one species of Guinea Savanna, shows most to extend to a point midway between Guinea/Sudan and Sudan/Sahel boundaries. Clearly much

more needs to be known, especially as to the environmental physiology of African snakes before we can understand what limits their geographic distribution. The recent discovery of many East African species in West African savanna (Fig. 4, Tables 2 and 4) — some reported here for the first time, invites comparison of the West African Guinea Savanna fauna with the Upland fauna of inland Kenya and of the Sudanosahel fauna with the fauna of dry, lowland Kenya and the Somalian Guban.

Zusammenfassung

Die meisten afrikanischen Schlangenarten findet man entweder im Wald oder in der Savanne, nicht aber in beiden Großlebensräumen. Das Auftreten von Arten in ausgewählten Gebieten Afrikas wurde in den Anhängen A und B zusammengestellt und in den Tabellen 1 und 2 verglichen. Ungefähr 70 % der Arten kommen durch das ganze Waldgebiet hindurch vor, und die mit benachbarten Stichprobengebieten gemeinsame Artenzahl beträgt gewöhnlich über 90 %. Es gibt keinen deutlichen Unterschied zwischen Gebieten inner- und außerhalb Westafrikas, nicht einmal beiderseits der ,,Dahomey Gap'', was man eigentlich hätte erwarten sollen. Art- und Gattungsendemismen sind in Kamerun und Zaire am beträchtlichsten. Sehr wenige Schlangenarten sind in ihrer Verbreitung auf den Montanwald beschränkt; dieser Lebensraum wird größtenteils von Niederungswald bewohnenden Arten mit eingenommen. Einige der montanen Arten, ursprünglich wohl Waldarten, überleben heute in der montanen Grassavanne.

Ungefähr 25—30 % savanicoler Schlangen kommen weitverbreitet in der afrikanischen Savanne vor, und der Prozentsatz, der mit Nachbargebieten gemeinsam ist, liegt hoch: 83—96 %; eine Ausnahme sind die Inland- und Küstengebiete Kenias, deren Ähnlichkeitsindex nur 56 % beträgt. Dies spiegelt die Faunenscheide zwischen nördlicher und südlicher Savanne wider. Es wird versucht, die kenianischen Inland-Schlangenfaunen weiter zu untergliedern, nämlich in (1) den äußersten Westen, (2) die trockenen Tiefländer und (3) die Hochländer.

Sechzehn Arten, die sowohl im Wald als auch in der Savanne vorkommen, werden aufgelistet und nach ihrem Verbreitungsmuster in den beiden so verschiedenen Biomen klassifiziert.

Die Nord-Süd-Erstreckungen der westafrikanischen Savannenschlangen werden mit Hilfe von Karten (Abb. 2—4) und Diagrammen (Abb. 5 und 6) dargestellt, um einen beträchtlichen Faunenwechsel an der Guinea-/Sudan-Savannengrenze darzustellen; dabei erreichen die allermeisten Wüstenarten nach Süden diesen Bereich nicht, während die für die Guinea-Savanne typischen Arten in ihrer Zahl nördlich dieses Bereiches abnehmen und keine von ihnen die Sudan-/Sahel-Savannengrenze überschreitet. Villiers (1975) hat bereits früher auf einen Faunenwechsel innerhalb der Savanne hingewiesen, dabei aber die Sudan-/Sahel-Grenze als Übergangsbereich identifiziert, während es den Tatsachen besser zu entsprechen scheint, der Guinea-/Sudan-Grenze hier größere Bedeutung zuzumessen. Die Prüfung der Nordgrenzen von Arten, die auf den Südwesten Obervoltas beschränkt sind (mit einer Ausnahme sind es sämtlich Guinea-Arten), zeigt, daß die meisten von ihnen ein Gebiet erreichen, das auf halber Strecke zwischen den Grenzlinien Guinea-/Sudansavanne und Sudan-/Sahelsavanne liegt. Selbstverständlich müssen noch viel mehr Kenntnisse erarbeitet werden, speziell über die umweltbezogene Physiologie der Schlangen Afrikas, bevor man zu einem Verständnis dessen kommt, was die geographische Verbreitung limitiert. Die erst kürzlichen Entdeckungen vieler ostafrikanischer Arten in den Savannengebieten Westafrikas — einige davon werden hier zum ersten Male mitgeteilt — fordern zu einem Vergleich auf zwischen der westafrikanischen Savannenfauna einerseits und der Hochlandfauna des inneren Kenia so-

wie des Sudanosahel andererseits, einschließlich der Fauna der trockenen kenianischen Niederungsgebiete und des somalischen Guban.

Literature cited

Amiet, J.L. (1976): Ecologie et distribution des amphibiens anoures de la région de Nkongsamba (Cameroun). — Anls Fac. Sci. Univ. Yaoundé 20: 33—107 (1975).

Ashe, J. (1968): A new Bush Viper. — J. East Afr. Nat. Hist. Soc. 27: 53—59.

Barbour, T., & A. Loveridge (1928): A comparative study of the herpetological faunae of the Uluguru and Usambara Mountains, Tanganyika Territory with descriptions of new species. — Mem. Mus. comp. Zool. Harv. 50: 85—265.

Bogert, C.M. (1940): Herpetological results of the Vernay Angola expedition, with notes on African reptiles. Bull. Am. Mus. nat. Hist. 77: 1—107.

Böhme, W. (1975): Zur Herpetofaunistik Kameruns, mit Beschreibung eines neuen Scinciden. — Bonn. zool. Beitr. 26: 1—48.

— (1978): Zur Herpetofaunistik des Senegal. — Bonn. zool. Beitr. 29: 360—417.

Bons, J. (1962): Notes sur trois couleuvres africaines: *Coluber algirus*, *Coluber florulentus* et *Coluber hippocrepis*. Description de *Coluber algirus villiersi* subsp. nov. — Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 42: 61—86.

Broadley, D.G. (1962): The Herpetofauna of the Inyanga National Park. — J. Herp. Assoc. Rhodesia No. 17—18: 8—10.

— (1962a): The Mozambique plain as a corridor for the southward penetration of tropical reptiles. — J. Herp. Assoc. Rhodesia No. 19: 9.

— (1966): A review of the Genus *Natriciteres* Loveridge (Serpentes: Colubridae). — Arnoldia (Rhodesia) 2 (35): 1—11.

— (1966a): A review of the African Stripebellied Sandsnakes of the Genus *Psammophis*. — Arnoldia (Rhodesia) 2 (36): 1—9.

— (1967): A revision of the genus *Lycodonomorphus* Fitzinger (Serpentes: Colubridae) in southeastern Africa, with a key to the genus. — Arnoldia (Rhodesia) 3 (16): 1—9.

— (1968): The venomous snakes of Central and South Africa. — In: Bücherl, W., E.E. Buckley & V. Deulofeu (eds): Venomous animals and their venoms 1: 403—435. Academic Press, London & New York.

— (1968a): A review of the African cobras of the Genus *Naja* (Serpentes; Elapinae). — Arnoldia (Rhodesia) 3 (29): 1—14.

— (1968b): A new species of *Crotaphopeltis* (Serpentes: Colubridae) from Barotseland, Zambia. — Fieldiana (Zoology) 51: 135—139.

— (1971): A revision of the African snake genus *Elapsoidea* Bocage (Elapidae). — Occ. Pap. natn. Mus. S. Rhod. (B) 4 (32): 577—626.

— (1971a): A revision of the African snake genera *Amblyodipsas* and *Xenocalamus*. — Occ. Pap. natn. Mus. S. Rhod. (B) 4 (33): 629—697.

— (1971b): A review of *Rhamphiophis acutus* (Günther) with the description of a new subspecies from Zambia (Serpentes Colubridae). — Arnoldia (Rhodesia) 5 (8): 1—8.

— (1974): A review of the cobras of the *Naja nigricollis* complex in southwestern Africa (Serpentes: Elapidae). — Cimbebasia (A) 2 (14): 155—162.

— (1977): A review of the genus *Psammophis* in southern Africa (Serpentes: Colubridae). — Arnoldia (Rhodesia) 8 (12): 1—29.

— (1977a): A revision of the African snakes of the genus *Psammophylax* Fitzinger (Colubridae). — Occ. Pap. natn. Mus. Rhod. (B) 6: 1—44.

— (1979): Problems presented by geographical variation in the African vine snakes, genus *Thelotornis*. — S. Afr. J. Zool. 14: 125—131.

— (1980): A revision of the African snake genus *Prosymna* Gray (Colubridae). — Occ. Pap. natl Mus. Rhod. (B) 6 (7): 481—556.

— & R.A. Stevens (1971): A review of *Chamaetortus aulicus* Günther, with the description of a new subspecies from Malawi (Serpentes: Colubridae). — Arnoldia (Rhodesia) 5 (11): 1—11.

— & G. Watson (1976): A revision of the Worm Snakes of South-eastern Africa (Serpentes: Leptotyphlopidae). — Occ. Pap. natn. Mus. Rhod. (B) 5 (8): 465—510.

Carcasson, R.H. (1964): A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. — E. Afr. Wildlife J. 2: 122—157.

Chapin, J.P. (1932): Birds of the Belgian Congo. Part 1. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 65: 1—756.

Condamin, M., & A. Villiers (1962): Contribution à l'étude de la faune de la basse Casamance II. Reptiles. — Bull. Inst. fr. Afr. noire (A) 24 (3): 897—908.

Courtois, B. (1979): Note sur la description de deux spécimens de *Pseudohaje goldii* (Boulenger) trouvés en Côte d'Ivoire (Serpentes, Elapidae). — Bull. I.F.A.N. (A) 40: 212—214.

Davis, D.H.S. (1962): Distribution of southern African Muridae, with notes on some of their fossil antecedents. — Ann. Cape Prov. Mus. 2: 56—76.

Dekeyser, P.L., & A. Villiers (1954): Essai sur le peuplement zoologique terrestre de l'ouest Africain. — Bull. Inst. fr. Afr. noire 16 (3): 957—970.

Dunger, G.T. (1966): A new species of the colubrid Genus *Mehelya* from Nigeria. — Am. Mus. Novit. (2268): 1—8.

— (1971): The snakes of Nigeria. Part 1. The File snakes. — Niger. Fld 36: 54—70.

— (1971a): The snakes of Nigeria. Part 2. The house snakes. — Niger. Fld 36: 151—163.

— (1972): The snakes of Nigeria. Part 3. The harmless water and marsh snakes. — Niger. Fld 37: 21—38.

— (1973): The snakes of Nigeria. Part 4. The harmless green snakes . . . — Niger. Fld 38: 158—180.

FitzSimons, V.F.M. (1962): Snakes of Southern Africa. — Purnell, Cape Town, pp. 423.

Forbes-Watson, A.D. (1967): Investigation of the avifauna of Mt. Nimba, Liberia. — UNESCO, Bull. Regional Centre Sci. Techn., Nairobi 2 (3): 31—34.

Gans, C. (1959): A taxonomic revision of the African snake genus *Dasypeltis* (Reptilia: Serpentes). — Anls Mus. r. Afr. cent., Sér. 8vo Sci. zool., 74: 1—237.

— (1964): Further comments on the forms of the African snake genus *Dasypeltis* (Reptilia: Serpentes). — Revue Zool. Bot. afr. 69: 279—295.

Grandison, A.G.C. (1972): The status and relationships of some East African earless toads (Anura, Bufonidae) with a description of a new species. — Zool. Meded. 47: 30—48.

— (1978): The occurrence of *Nectophrynoides* (Anura: Bufonidae) in Ethiopia. A new concept of the genus with a description of a new species. — Mon. zool. ital. 6: 119—172.

Grubb, P. (1978): Patterns of speciation in African mammals. — Bull. Carnegie Mus. nat. Hist. no. 6: 152—167.

Guibé, J., & R. Roux-Estève (1972): Les espèces ouest-africaines du genre *Lycophidion* (Serpentes, Colubridae). — Zool. Mededelingen 47: 391—400.

Hahn, D.E. (1978): A brief review of the genus *Leptotyphlops* (Reptilia, Serpentes, Leptotyphlopidae) of Asia, with description of a new species. — J. Herp. 12: 477—489.

Håkansson, N.T. (1981): An annotated checklist of reptiles known to occur in the Gambia. — J. Herp. 15 (2): 155—161.

Hall, B.P. (1963): The francolins, a study in speciation. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. ser. 10: 107—201.

— & R.E. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — British Museum (Natural History), London. XV, 423 pp.

Hamilton, A. (1976): The significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in tropical Africa for the reconstruction of Upper Pleistocene palaeoenvironments: a review. — Palaeoecology Africa 9: 63—97.

Hoevers, L.G. (1981): (Geographic records: Serpentes). — Herp. Rev. 12 (2): 65—66.

Hughes, B. (1976): Notes on African Carpet Vipers, *Echis carinatus*, *E. leucogaster* and *E. ocellatus* (Viperidae, Serpentes). — Rev. suisse Zool. 83: 359—371.

— (1977): Zoogeography of West African False Cobras (*Pseudohaje* spp.). — Bull. I.F.A.N. (A) 38: 457—466.

— (1978): Latitudinal clines and ecogeography of the West African Night Adder, *Causus maculatus* (Hallowell, 1842), Serpentes, Viperidae. — Bull. I.F.A.N. (A) 39: 358—384 (1977).

— & D.H. Barry (1969): The snakes of Ghana: a checklist and key. — Bull. Inst. fond. Afr. noire (A) 31 (3): 1004—1041.

Hulselmans, J.L.J., A. De Roo & F. De Vree (1970): Contribution à l'herpétologie de la République du Togo. 1. Liste préliminaire des Serpents récoltés par la première Mission zoologique belge au Togo.

—, F. De Vree & E. Van der Straeten (1971): Contribution à l'herpétologie de la République du Togo. 3. Liste préliminaire des Serpents récoltés par la troisième Mission zoologique belge au Togo. — Rev. Zool. Bot. afr. 84: 47—49.

Ionides, C.J.P., & C.R.S. Pitman (1965): Notes on two East African venomous snake populations — *Echis carinatus pyramidum* (Geoffroy), Egyptian Saw-scaled Viper and *Vipera hindii* Boulenger, Montane Viper. — J. E. Afr. nat. Hist. Soc. 25 (111): 116—121.

Kingdon, J. (1971): East African mammals: an atlas of evolution in Africa. Vol. 1. — Academic Press, London. x, 446 pp.

— (1974): East African mammals: an atlas of evolution in Africa. Vol. 2 A. — Academic Press, London. xii, 392 pp.

— (1974a): East African mammals: an atlas of evolution in Africa. Vol 2 B. — Academic Press, London. x, 420 pp.

Knoepffler, L.-P. (1966): Faune du Gabon (Amphibiens et Reptiles) 1. Ophidiens de l'Ogooué-Ivindo et du Woleu N'tem. — Biol. gabonica 2 (3): 3—23.

Kramer, E., & H. Schnurrenberger (1963): Systematik, Verbreitung und Ökologie der libyschen Schlangen. — Rev. suisse Zool. 70: 453—568.

Laurent, R.F. (1945): Contribution à la connaissance du genre *Atractaspis* Smith. — Rev. Zool. Bot. afr. 38: 312—343.

— (1950): Révision du genre *Atractaspis* A. Smith. — Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg. (2) 38: 1—49.

— (1954): Aperçu de la biogéographie des batraciens et des reptiles de la région des grands lacs. — Bull. Soc. zool. France 79 (4): 290—310.

— (1968): A re-examination of the snake genus *Lycophidion* Duméril and Bibron. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 136 (12): 461—482.

Lebrun, J. (1947): La végétation de la plaine alluviale au sud du Lac Edouard. — Inst. Parcs nat. Congo belge, Expl. Parc Nat. Albert, Mission J. Lebrun (1937—1938), fasc. 1: 1—800.

Loveridge, A. (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the Southwestern Highlands of Tanganyika Territory. 1. Introduction and zoogeography. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 75: 1—43.

— (1937): Scientific results of an expedition to rain forest regions in eastern Africa. IX. Zoogeography and itinery. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 79: 479—541.

— (1938): On a collection of reptiles and amphibians from Liberia. — Proc. New Engl. zool. Club 17: 49—74.

— (1939): Revision of the African snakes of the genera *Mehelya* and *Gonionotophis.* — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 86: 131—162.

— (1940): Revision of the African snakes of the genera *Dromophis* and *Psammophis.* — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 87: 1—69.

— (1944): Further revisions of snake genera. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 95: 121—247.

— (1956): On snakes collected in the Anglo-Egyptian Sudan by J.S. Owen, Esq. — Sudan Notes 36: 37—56.

Marx, H. (1968): Checklist of the reptiles and amphibians of Egypt. — Special Publ. U.S. Naval Medical Res. Unit no. 3: 1—91.

Menzies, J.I. (1966): The snakes of Sierra Leone. — Copeia 1966 (2): 169—171.

Mertens, R. (1964): Die Reptilien von Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 15: 211—238.

Minton, A. (1962): An annotated key to the amphibians and reptiles of Sind and Las Bela, West Pakistan. — Amer. Mus. Novitates no. 2081: 1—60.

Moreau, R.E. (1963): Vicissitudes of the African biomes in the late Pleistocene. — Proc. zool. Soc. Lond. 141: 395—421.

— (1966): The bird faunas of Africa and its islands. — Academic Press, London & New York. viii, 424 pp.

— (1969): Climatic changes and the distribution of forest vertebrates in West Africa. — J. Zool. Lond. 158: 39—61.

Orejas-Miranda, B.R., R. Roux-Estève & J. Guibé (1970): Un nouveau genre de Leptotyphlopidés (Ophidia) *Rhinoleptus koniagui* (Villiers). — Comun. zool. Mus. Hist. nat. Montevideo 10 (127): 1—4.

Papenfuss, T.J. (1969): Preliminary analysis of the reptiles of arid central West Africa. — Wasmann J. Biol. 27 (2): 249—325.

Parker, H.W. (1936): Dr. Karl Jordan's expedition to South-West Africa and Angola. Herpetological collections. — Novit. zool. 40: 115—146.

— (1949): The snakes of Somaliland and the Sokotra Islands. — Zool. Verhandel. (Leiden) 6: 1—115.

Pellegrin, J. (1909): Reptiles du Soudan récoltés par la Mission Tilho-Gaillard. Description d'une espèce nouvelle. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 15: 413—415.

Perret, J.-L. (1960): Une nouvelle et remarquable espèce d'*Atractaspis* (Viperidae) et quelques autres serpents d'Afrique. — Rev. suisse Zool. 67: 129—139.

— (1961): Études herpétologiques africaines III. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. (3) 84: 133—138.

Pitman, R.S. (1974): A guide to the snakes of Uganda. — Wheldon & Wesley, Codicote. xxii, 290 pp.

Poynton, J.C. (1964): The Amphibia of Southern Africa. — Anls Natal Mus. 17: 1—334.

Rasmussen, J.B. (1979): An intergeneric analysis of some boigine snakes — Bogert's (1940) Group XIII and XIV (Boiginae, Serpentes). — Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 141: 97—155.

Resetar, A., & H. Marx (1981): A redescription and generic reallocation of the African colubrid snake *Elapocalamus gracilis* Boulenger with a discussion of the union of the brille and postocular shield. — J. Herpet. 15: 83—89.

Roman, B. (1969): Serpents de Haute-Volta. — Presses Africaines, Ouagadougou.

— (1973): Une collection de serpents peu commune. — Notes et Documents voltaïques 6 (2): 36—58.

— (1973a): Viperidés et Elapidés de Haute-Volta. — Notes et Documents voltaïques 6 (14): 1—49.

— (1974): Influence du climat sur la dispersion des serpents en Haute-Volta et dans l'ouest du Niger (première étude). — Notes et Documents voltaïques 7 (3): 44—53.

— (1975): La vipère *Echis carinatus leucogaster*, Roman, 1972 de Haute Volta et du Niger élevée au rang d'espèce: *Echis leucogaster*. — Notes et Documents voltaïques 8 (4): 3—20.

Rossman, D.A., & W.G. Eberle (1977): Partition of the genus *Natrix*, with preliminary observations on evolutionary trends in natricine snakes. — Herpet. 33: 34—43.

Roux-Estève, R. (1969): Étude comparée de *Meizodon coronatus* (Schlegel) et de *Meizodon regularis* Fischer (Colubrides — Serpentes). — Bull. Mus. natl. Hist. nat. (2) 41: 395—409.

— (1974): Révision systématique des Typhlopidae d'Afrique Reptilia — Serpentes. — Mém. Mus. natl. Hist. nat. (n.s., A, Zool.) 87: 1—313.

— (1979): Une nouvelle espèce de *Leptotyphlops* (Serpentes) du Cameroun: *Leptotyphlops perreti*. — Rev. suisse Zool. 86: 463—466.

— & J. Guibé (1964): Contribution à l'étude de genre *Boaedon* (Serpentes, Colubridae). — Bull. Mus. Hist. nat. (2) 36: 761—774.

Schiøtz, A. (1976): Zoogeographical patterns in the distribution of East African treefrogs (Anura: Ranidae). — Zool. afr. 11: 335—338.

Schmidt, K.P. (1923): Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collections of the American Museum Congo Expedition, 1905—1915. Part II: Snakes. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 49: 1—148.

— & R.F. Inger (1959): Amphibians. — Inst. Parcs Nat. Congo belge, Explor. Parc nat. Upemba, Mission G.F. de Witte, 56: 1—264.

Snow, D.W. (1978): An atlas of speciation in African non-passerine birds. — British Museum (Natural History), London. vii, 390 pp.

Spawls, S. (1978): A checklist of the snakes of Kenya. — J. East Afr. nat. Hist. Soc. nat. Mus. 32 (167): 1—18.

Taylor, E.H., & D. Weyer (1958): Report on a collection of amphibians and reptiles from Harbel, Republic of Liberia. — Univ. Kansas Sci. Bull. 38: 1191—1229.

Uthmöller, W. (1937): Beitrag zur Kenntnis der Schlangenfauna des Kilimandscharo (Tanganyika Territory, ehemaliges Deutsch-Ostafrika). — Temminckia 11: 97—134.

— (1941): Beitrag zur Kenntnis der Schlangenfauna Nordost-Ostafrikas (Tanganyika-Territory). Ergebnisse der Ostafrika-Expedition Uthmöller-Bohmann. 5 A Schlangen I. — Zool. Anz. Leipzig 135: 225—242.

— (1941): Beitrag zur Kenntnis der Schlangenfauna Nordost-Ostafrikas. Tanganyika Territory, ehem. Deutsch-Ostafrika. Ergebnisse der Ostafrika-Expedition Uthmöller-Bohmann. 7 A Schlangen II. Teil. — Zool. Anz. Leipzig 136: 193—206.

— (1942): Die Schlangen Ostafrikas in ihrem Lebensraum . . . der Vulkane Kilimandscharo, Meru, Hanang, der Großen Ostafrikanischen Bruchstufe und des Usambaragebirges. — Arch. Naturg. Leipzig (NF) 10: 1—70.

Villiers, A. (1950): Contribution à l'étude de l'Aïr (Mission L. Chopard et A. Villiers): Reptiles Ophidiens et Chéloniens. — Mém. Inst. fr. Afr. noire 10: 337—344.

— (1950a): La collection de serpents de l'I.F.A.N. — Cat. Inst. fr. Afr. noire no. 6: 1—155.

— (1951): La collection de serpents de l'I.F.A.N. (Acquisitions 1950). — Bull. Inst. fr. Afr. noire 13 (3): 813—836.

— (1953): La collection de serpents de l'I.F.A.N. (Acquisitions 1952). — Bull. Inst. fr. Afr. noire 15 (3): 1103—1127.

— (1954): Un Mamba noir au Sénégal. — Notes afr. 62: 59—61.

— (1956): Encore un Mamba noir au Sénégal. — Notes afr. no. 72: 127.

— (1963): Serpents africains des collections du Muséum de Paris. — Bull. Inst. fr. Afr. noire sér. A 25: 1367—1373.

— (1965): Serpents récoltés au Mali et en Haute-Volta par le Dr. Lamontellerie. — Bull. Inst. fr. Afr. noire (A) 27: 1192—1195.

— (1975): Les serpents de l'ouest africain. — Init. Études Afr. no. 2: 1—195. 3rd ed.

Witte, G.F. de (1961): Genera des serpents du Congo et du Ruanda-Urundi. — Anls Mus. r. Afr. cent. 8° sér. Sci. zool. 104: 1—203.

— (1963): The colubrid snake genera *Chamaelycus* Boulenger and *Oophilositum* Parker. — Copeia 1963 (4): 634—636.

— (1966): Exploration du Parc National de la Garamba. 48: Reptiles. — Inst. Parcs Nat. Congo. 108 pp.

— & R. Laurent (1947): Révision d'un groupe de Colubridae africains genres *Calamelaps*, *Miodon*, *Aparallactus* et formes affines. — Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg. (2) 29: 1—134.

Author's address: B. Hughes, Zoology Department, University of Ghana, P.O.Box 25, Legon, Ghana.

Appendix A. Distribution of forest snakes (including snakes also found in savanna and marked by an asterisk).

Sources: Taxonomic works are cited after the genus to which they apply; Hughes in prep. refers to manuscript work as yet unpublished and often at variance with published accounts. For particular countries the following have been utilised: Senegambia — Böhme 1978, Håkansson 1981; Sierra Leone — Menzies 1966; Liberia — Loveridge 1938, Taylor & Weyer 1958; Ghana — Hughes & Barry 1969; Upper Volta — Roman 1969, 1973, 1975; Nigeria — Dunger 1971, 1971a, 1972, 1973, 1973a; Cameroon — Perret 1961; Gabon — Knoepffler 1966; Zaire — Witte 1962, 1966; Sudan — Loveridge 1956; Uganda — Pitman 1974; Kenya — Spawls 1978; Mozambique and South Africa — Fitz Simons 1962. Bogert 1940, Loveridge 1957, and Parker 1949 are indispensible sources of information.

species (information source)	territories							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	Liberia	Ghana	Nigeria	Cameroon	Gabon	Zaire	Uganda	Kenya
Afronatrix (Rossman & Eberle 1967)								
1. *anoscopus**	x	x	x	x				
Aparallactus (Witte & Laurent 1947)								
2. *lineatus*	x	x						
3. *modestus*	x	x	x	x	x	x	x	
4. *niger*	?	x						

Appendix A (cont'd)

species (information source)	territories							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	Liberia	Ghana	Nigeria	Cameroon	Gabon	Zaire	Uganda	Kenya
Atheris								
5. *chloroechis*	x	x	x	x	x			
6. *hispida*						x	x	x
7. *nitschei*						x	x	
8. *squamigera*		x	x	x	x	x	x	x
Atractaspis (Laurent 1950; Hughes in prep.)								
9. *aterrima**	x	x	x	x	x	x		
10. *boulengeri*				x	x	x		
11. *congica*				x	?	x		
12. *corpulenta*	x	x	x	x	x	x		
13. *irregularis**	x	x	x	x	x	x	x	x
14. *reticulata*		x	x	x	x	x		
Bitis								
15. *gabonica**	x	x	x	x	x	x	x	x
16. *nasicornis*	x	x	x	x	x	x	x	x
Boiga								
17. *blandingi*	x	x	x	x	x	x	x	x
18. *pulverulenta*	x	x	x	x	x	x	x	x
Bothrolycus								
19. *ater*				x	?	x		
Bothrophthalmus								
20. *lineatus*	x	x	x	x	x	x	x	
Boulengerina								
21. *annulata*				x	x	x		
22. *christyi*						x		
Calabaria								
23. *reinhardti*	x	x	x	x	x	x		
Causus (Hughes 1978)								
24. *lichtensteini*	x	x	x	x	x	x	x	x

Appendix A (cont'd)

species (information source)	territories							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	Liberia	Ghana	Nigeria	Cameroon	Gabon	Zaire	Uganda	Kenya
25. *maculatus**	x	x	x	x	?	x	x	
Chamaelycus (Witte 1963; Hughes in prep.)								
26. *christyi*						x		
27. *fasciatus*		x	x	x	x	x		
28. *parkeri*						x		
29. *werneri*				x	x			
Chilorhinophis (Witte & Laurent 1947)								
30. *gerardi*						x		
Dasypeltis (Gans 1959, 1964; Hughes in prep.)								
31. *atra*						x	x	x
32. *fasciata**	x	x	x	x	x	x	x	
Dendroaspis								
33. *jamesoni*		x	x	x	x	x	x	x
34. *viridis*	x	x	x					
Dendrolycus (Hughes in prep.)								
35. *elapoides*			x	x	?	x		
Dipsadoboa (Rasmussen 1979; Hughes in prep.)								
36. *duchesnei*	x	x	x	x	x	x	x	
37. *unicolor*	x	x	x	x	x	x	x	x
Gastropyxis								
38. *smaragdina*	x	x	x	x	x	x	x	
Geodipsas								
39. *depressiceps*				x	x	x	x	
Gonionotophis (Loveridge 1939; Hughes in prep.)								
40. *brussauxi*				x	x			
41. *kingi*		x	x					
Grayia (Boulenger 1915)								
42. *caesar*				x	?			
43. *ornata*				x	x	x		

Appendix A (cont'd)

species (information source)	territories							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	Liberia	Ghana	Nigeria	Cameroon	Gabon	Zaire	Uganda	Kenya
44. *smythii**	x	x	x	x	x	x	x	x
Hapsidophrys								
45. *lineata*	x	x	x	x	x	x	x	x
Helophis								
46. *schoutedeni*						x		
Hormonotus								
47. *modestus*	x	x	x	x	x	x	x	
Hydraethiops								
48. *laevis*				x				
49. *melanogaster*				x	x	x		
Lamprophis (including *Boaedon*: Roux-Estève & Guibé 1965)								
50. *olivaceus*	x	x	x	x	x	x	x	
51. *virgatus*	x	x	x	x	x	x		
Leptotyphlops (Broadley & Watson 1976; Hahn 1978; Roux-Estève 1979)								
52. *bicolor**		x						
53. *narirostris*		x	x	x				
54. *perreti*				x				
55. *sundevalli*		x	x	x				
Limnophis								
56. *bicolor*						x		
Lycodonomorphus (Loveridge 1953; Laurent 1964; Broadley 1967)								
57. *bicolor*						x		
58. *subtaeniatus*						x		
59. *whytei*						x		
Lycophidion (Laurent 1968; Guibé & Roux-Estève 1972; Hughes in prep.)								
60. *irroratum**	x	x	x	x	x			
61. *laterale*		x	x	x	x	x		
62. *nigromaculatum*		x	x	x				
63. *ornatum**					?	x	x	x

Appendix A (cont'd)

species (information source)	territories							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	Liberia	Ghana	Nigeria	Cameroon	Gabon	Zaire	Uganda	Kenya
Mehelya (Loveridge 1939; Dunger 1966)								
64. *egbensis*			x					
65. *guirali*	x	x	x	x	?	x		
66. *poensis*	x	x	x	x	x	x	x	
67. *capensis*				x	x	x	x	x
68. *stenophthalmus*		x	x	x	x	x	x	
Naja (Broadley 1968; Hughes in prep.)								
69. *melanoleuca**	x	x	x	x	x	x	x	x
Natriciteres (Broadley 1966)								
70. *fuliginoides*	x	x	x	x	x	x	?	
71. *variegata*	x	x	x	x		x	?	?
Paranaja (Perret 1960)								
72. *multifasciata*				x	x	x		
Philothamnus (Hughes in prep.)								
73. *angolensis*				x	x	x	x	
74. *carinatus*	x	x	x	x	x	x	x	x
75. *dorsalis*					x	x		
76. *heterodermus*	x	x	x	x	x	x	x	
77. *nitidus*	x	x	x	x	x	x		
78. *ruandae*						x	x	
Poicilopholis								
79. *camerunensis*				x				
Polemon (including *Chilorhinophis, Cynodontophis* and *Miodon*: Witte & Laurent 1947; Resetar & Marx 1981, Hughes in prep.)								
80. *acanthias*	x	x	x					
81. *barthi*	x	x						
82. *bocourti*				x	x	x		
83. *christyi*						x	x	x
84. *fulvicollis*						x	x	

Appendix A (cont'd)

species (information source)	territories							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	Liberia	Ghana	Nigeria	Cameroon	Gabon	Zaire	Uganda	Kenya
85. *gabonensis*			x	x	x	x	x	
86. *gracilis*				x				
87. *notatus*				x	x	x		
88. *robustus*						x		
Psammophis (Broadley 1977)								
89. *phillipsi**	x	x	x	x	x	x	x	
Pseudohaje (Hughes 1977; Courtois 1979)								
90. *goldii*		x	x	x	x	x	x	x
91. *nigra*	x	x	x					
Rhinotyphlops (Roux-Estève 1974)								
92. *caecus*	?	?	?	x	x	x		
Thelotornis (Broadley 1981)								
93. *kirtlandii*	x	x	x	x	x	x	x	
Thrasops (Loveridge 1944)								
94. *aethiopissa*	x	x	x	x	x	x	x	x
95. *batesii*				x	x	x		
96. *flavigularis*			x	x	x	x		
97. *jacksoni*						x	x	x
98. *occidentalis*	x	x	x					
Typhlops (Roux-Estève 1974)								
99. *angolensis**				x	x	x	x	x
100. *caecatus*		x						
101. *leucostictus*	x							
102. *manni*	x							
103. *punctatus**	x	x	x	x	x	x	x	x
104. *steinhausi*			x	x				
105. *zenkeri*				x				
Totals:	44	56	56	73	57	77	42	23

Appendix B. Distribution of savanna snakes (including snakes also found in forest and marked by an asterisk).

Sources: see Appendix A.

species (information source)	territories 1 Senegambia	2 Sierra Leone	3 Ghana	4 Upper Volta	5 Nigeria	6 Cameroon (inland)	7 Garamba N.P., Zaire	8 Sudan	9 Kenya (inland)	10 Kenya (coast)	11 southern Mozambique	12 Natal, S.Afr.
Afronatrix (Rossman & Eberle 1977)												
1. *anoscopus**		x	x	x	x							
Amblyodipsas (including *Calamelaps*: Broadley 1971)												
2. *concolor*												x
3. *microphthalma* .											x	x
4. *polylepis*									x	x	x	x
5. *teitana*										x		
6. *unicolor*			x	x	x	x	x	x	x			
Amplorhinus (FitzSimons 1962)												
7. *multimaculatus* .												x
Aparallactus (Witte & Laurent 1947)												
8. *capensis*									x	x	x	x
9. *guentheri*										x	x	
10. *jacksoni*									x			
11. *lineatus*			x			x						
12. *lunulatus*			x	x	x	?	?	x	x		x	
13. *niger*		x										
14. *turneri*										x		
Aspidelaps (FitzSimons 1962)												
15. *scutatus*											x	
Atheris see no. 156												
Atractaspis (Laurent 1950; Hughes in prep.)												
16. *aterrima**		?	x		x	x	x	?				
17. *bibronii*							x	?		x	x	x
18. *dahomeyensis* ...			x	x	x	x						

Appendix B (cont'd)

species (information source)	territories											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Senegambia	Sierra Leone	Ghana	Upper Volta	Nigeria	Cameroon (inland)	Garamba N.P., Zaire	Sudan	Kenya (inland)	Kenya (coast)	southern Mozambique	Natal, S.Afr.
19. *fallax*								?	x	x		
20. *irregularis**		?	x	?	x	x	x	x	x			
21. *microlepidota* ...	x			x	x	x	?	x				
22. *micropholis*	x		?	x	x	?	?	x				
Bitis												
23. *arietans*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
24. *gabonica**			x									?
25. *worthingtoni* ...									x			
Causus (Hughes 1978)												
26. *defilippi*										x	x	x
27. *maculatus**	x	x	x	x	x	x	x	x				
28. *resimus*					x	x		x	x	x		
29. *rhombeatus*					x	x	x	x	x	x	x	x
Coluber (Bons 1962)												
30. *dorri*	x		x	x	?							
31. *florulentus*				?	x	x	?	x	x			
32. *keniensis*									x			
Crotaphopeltis (Broadley 1968; Rasmussen 1979)												
33. *degeni*								x	x			
34. *hotamboeia*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Dasypeltis (Gans 1959, 1964; Hughes in prep.)												
35. *fasciata**	x		x	x	x	x						
36. *inornata*												x
37. *medici*										x	x	
38. *scabra*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Dendroaspis												
39. *angusticeps*										x	x	x

Appendix B (cont'd)

species (information source)	territories											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Senegambia	Sierra Leone	Ghana	Upper Volta	Nigeria	Cameroon (inland)	Garamba N.P., Zaire	Sudan	Kenya (inland)	Kenya (coast)	southern Mozambique	Natal, S.Afr.
40. *polylepis*	x							x	x	x	x	
Dipsadoboa (Rasmussen 1979; Hughes in prep.)												
41. *aulicus*										x	x	x
Dispholidus (Hughes in prep.)												
42. *typus*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Dromophis (Loveridge 1940)												
43. *lineatus*	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
44. *praeornatus*	x		x	x	x	x						
Duberria												
45. *lutrix*									x		x	x
46. *variegata*											x	x
Echis (Hughes 1976)												
47. *leakeyi*									x			
48. *leucogaster*	x			x	x							
49. *ocellatus*	x		x	x	x	x						
Elaps												
50. *lacteus*												x
Elapsoidea (Broadley 1971)												
51. *laticincta*							x	x				
52. *loveridgei*									x			
53. *semiannulata* ...	x		x	x	x	x					x	
54. *sundevalli*											x	x
Eryx												
55. *colubrinus*								x	x			
56. *muelleri*	x		x	x	x			x				
Gonionotophis (Hughes in prep.)												
57. *granti*			x	x	x	x						

Appendix B (cont'd)

species (information source)	territories											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Senegambia	Sierra Leone	Ghana	Upper Volta	Nigeria	Cameroon (inland)	Garamba N.P., Zaire	Sudan	Kenya (inland)	Kenya (coast)	southern Mozambique	Natal, S.Afr.
Grayia (Boulenger 1915)												
58. *ornata**						x						
59. *smythii**	x	x	x	x	x	x		x	x			
60. *tholloni*	x		?	?	x			x				
Hemachatus												
61. *haemachatus*												x
Hemirhagerrhis												
62. *kelleri*									x	x		
63. *nototaenia*						?	x	?	x	x		
Lamprophis (including *Boaedon*: Roux-Estève & Guibé 1965)												
64. *aurora*												x
65. *fuliginosus*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
66. *guttatus*												x
67. *inornatus*												x
68. *lineatus*	x	?	x	x	x	?	?					
Leptotyphlops (Broadley & Watson 1976; Hahn 1978)												
69. *bicolor**			x	x	x	?						
70. *boulengeri*										x		
71. *cairi*								x				
72. *conjuncta*									x	x	x	x
73. *distanti*											x	x
74. *emini*									x			
75. *fiechteri*									x			
76. *longicauda*										x		
77. *macrorhynchus*	?		x	?	x	?						
78. *narirostris**	x		x	x	x	?						
79. *nigricans*												x

Appendix B (cont'd)

species (information source)	territories											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Senegambia	Sierra Leone	Ghana	Upper Volta	Nigeria	Cameroon (inland)	Garamba N.P., Zaire	Sudan	Kenya (inland)	Kenya (coast)	southern Mozambique	Natal, S.Afr.
80. *scutifrons*											x	x
81. *sundevalli*			x	?	x	?						
82. *telloi*											x	
Lycodonomorphus (Loveridge 1953; Laurent 1964; Broadley 1967)												
83. *laevissimus*												x
84. *rufulus*											x	x
Lycophidion (Laurent 1968; Guibé & Roux-Estève 1972; Hughes in prep.)												
85. *capense*				x	x	x	x	x	x	x	x	x
86. *depressirostre* ...							?	x	x	x		
87. *irroratum**	?		x	x		x	x	x				
88. *ornatum**					x				?			
89. *semiannule*											x	
90. *semicinctum*	x	x	x	x	x	x						
Macrelaps												
91. *microlepidotus* ..												x
Mehelya (Loveridge 1939; Dunger 1966)												
92. *crossi*	x	?	x	x	x	x	?					
93. *nyassae*							x			x	x	x
94. *capensis*						x	x	x	x	x	x	x
Meizodon (Roux-Estève 1969)												
95. *coronatus*	x	x	x	x	x	x	x	x		x		
96. *regularis*		?	x	?	x	x	x	x				
97. *semiornatus*								x	x	x	x	
Micrelaps												
98. *bicoloratus*									x	x		
99. *vaillanti*									x			

Appendix B (cont'd)

species (information source)	territories											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Senegambia	Sierra Leone	Ghana	Upper Volta	Nigeria	Cameroon (inland)	Garamba N.P., Zaire	Sudan	Kenya (inland)	Kenya (coast)	southern Mozambique	Natal, S.Afr.
Naja (Broadley 1968; Hughes in prep.)												
100. *haje*	x		x	x	x	x	x	x	x		x	x
101. *katiensis*	x		x	x	x	x						
102. *melanoleuca**	x		x	x	x	x		x	x	x	?	?
103. *mossambica*											x	x
104. *nigricollis*	x	x	x	x	x	x	x		x			
105. *pallida*								x	x			
Natriciteres (Broadley 1966)												
106. *olivacea*		?	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Philothamnus (Hughes in prep.)												
107. *angolensis**	x					x		x			x	x
108. *battersbyi*						x	x	x	x			
109. *bequaerti*						x	x	x				
110. *heterolepidotus*		x	x		x	x	x	x		x		
111. *hoplogaster*										x	x	x
112. *irregularis*	x	x	x	x	x	x						
113. *natalensis*											x	x
114. *punctatus*										x	x	
115. *semivariegatus*	x	x	x	?	x	x	x	x	x		x	x
Polemon (including *Miodon* and *Cynodontophis*: Witte & Laurent 1947; Hughes in prep.)												
116. *neuwiedi*			x	x								
Prosymna (Broadley 1980)												
117. *ambigua*						x	x	x	x		x	
118. *frontalis*											x	
119. *jainii*											x	x
120. *m. greigerti*	x		x	x	x	x	x	x				

Appendix B (cont'd)

species (information source)	territories											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Senegambia	Sierra Leone	Ghana	Upper Volta	Nigeria	Cameroon (inland)	Garamba N.P., Zaire	Sudan	Kenya (inland)	Kenya (coast)	southern Mozambique	Natal, S.Afr.
121. *m. meleagris*	x	x	x	x	x							
122. *ruspoli*									x			
123. *sundevalli*											x	x
Psammophis (Loveridge 1940; Broadley 1975, 1977)												
124. *angolensis*											x	
125. *biseriatus*								x	x	x		
126. *crucifer*												x
127. *elegans*	x	x	x	x	x	x						
128. *phillipsi**	x	x	x	?	x	x	?	x	x	?	x	x
129. *pulcher*									x			
130. *punctulatus*								x	x	x		
131. *schokari*								x				
132. *sibilans*	x	?	x	x	x	x	?	x	x	x		x
Psammophylax (Broadley 1977)												
133. *tritaeniatus*											x	
134. *variabilis*									x			
Pseudaspis												
135. *cana*									x		x	x
Python												
136. *regius*	x	x	x	x	x	x	x	x				
137. *sebae*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Rhamphiophis (Broadley 1971)												
138. *acutus*			x	?	?	x						
139. *oxyrhynchus*	x		x	x	x	x	?	?				
140. *rostratus*								x	x	x		
141. *rubropunctatus* .								x	x	x		

Appendix B (cont'd)

species (information source)	territories											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Senegambia	Sierra Leone	Ghana	Upper Volta	Nigeria	Cameroon (inland)	Garamba N.P., Zaire	Sudan	Kenya (inland)	Kenya (coast)	southern Mozambique	Natal, S.Afr.
Rhinoleptus (Orejas-Miranda et al. 1970)												
142. *koniagui*	x											
Rhinotyphlops (Roux-Estève 1974)												
143. *pallidus*										x		
144. *schlegeli**								x		x	x	
145. *sudanensis*							x					
146. *unitaeniatus*									x	x		
Scaphiophis (Parker 1949)												
147. *albopunctatus* ..			x	?	x	x	x	x	x	x		
Telescopus (Kramer & Schnurrenberger 1963; Rasmussen 1979)												
148. *dhara*								x	x			
149. *semiannulatus* ..										x	x	x
150. *variegatus*	x	x	x	?	x	x						
Thelotornis (Broadley 1981)												
151. *capensis*										x	x	x
Typhlops (Roux-Estève 1974)												
152. *bibronii*												x
153. *fornasinii*											x	x
154. *lineolatus*	x	x	x	?	x		x	x	x			
155. *punctatus**	x	?	x		x	x	x		?			
Atheris												
156. *hindii*									x			
Xenocalamus (Broadley 1971)												
157. *bicolor*											x	
158. *transvaalensis* ...											x	
Totals:	43	23	55	46	58	53	35	54	61	48	55	51

Appendix C. Data base for Figure 5

Species listing in Appendix B	Limiting locality: Place	Country	Latitude: ° 'N	Source
1	Toussiana	Upper Volta	10.50	Villiers 1953, Roman 1973
6	Kongoussi	Upper Volta	13.19	Roman 1969
12	Bobo-Dioulasso	Upper Volta	11.12	Roman 1969 as *A. modestus*
16	Pabré	Upper Volta	12.30	Roman collection, per. obs.
18	Dedougou	Upper Volta	12.28	Roman 1973a
21	South of Kampty	Upper Volta	10.00	Roman 1973a
22	Bomborokuy	Upper Volta	13.04	Roman 1973a
23	Bani	Upper Volta	13.22	Roman 1969
27	Djibo	Upper Volta	14.06	Roman 1973a
30	Diapaga	Upper Volta	12.04	Roman 1969
34	Markoye	Upper Volta	14.39	Roman 1969
35	Tenkodogo	Upper Volta	11.47	Villiers 1965 and pers. obs.
38	Garango	Upper Volta	11.48	Villiers 1965 and pers. obs.
Daspeltis scabra is known from Diafarabé (14.09N) in Mali and Agades (17.00N) in Niger and many of Roman's (1969) records may be of this species.				
40	Mangodara	Upper Volta	9.54	Roman 1973a and pers. obs.
42	Tassila	Upper Volta	12.25	Roman 1969
43/44	Djibo	Upper Volta	14.06	Roman 1969
48	Djibo	Upper Volta	14.06	Roman 1973
49	Accra	Ghana	5.33	pers. obs.
53	Ketekrachi	Ghana	7.46	Broadley 1971
	Gorom-gorom	Upper Volta	14.26	Roman 1973a
56	Markoye	Upper Volta	14.39	Roman 1969
57	Barlavé	Upper Volta	12.23	Roman 1969
59	Bondoukuy	Upper Volta	11.51	Roman 1969
65/68	Gorom-Gorom	Upper Volta	14.26	Roman 1969
69/78/81	Kongoussi	Upper Volta	13.19	Roman 1969
77	Bawku	Ghana	11.03	Papenfuss 1969 (as *L. brevicauda*)

Appendix C (cont’d)

Species listing in Appendix B	Limiting locality:			Source
	Place	Country	Latitude: ° ’N	
90	Garango	Upper Volta	11.45	Villiers 1965 (as *L. irroratum)*
92	near Barani	Upper Volta	13.10	Roman 1969
95	?Sanaba	Upper Volta	12.25	Roman 1969
96	Peki	Ghana	6.32	Roux-Estv̀e 1969
100	Tumu	Ghana	10.52	Papenfuss 1969
101	Garoua	Upper Volta	10.20	Roman 1973a
102	Dédougou	Upper Volta	12.28	Roman 1969
104	Djibo	Upper Volta	14.06	Roman 1969
106	Dianlé	Upper Volta	11.06	Roman 1969
110	Akuse	Ghana	6.06	pers. obs.

Natriciteres olivacea is largely coastal in occurrence but is known from Poli (8.31N), Cameroon and could well occur inland along the Niger River.

112	Toussiana	Upper Volta	10.50	Villiers 1953 and pers. obs.

Philothamnus irregularis occurs much further north in Mali, at Lobi (16.15N) on River Niger.

115	Tikaré	Upper Volta	13.17	Roman 1969
116	Bobo-Dioulasso	Upper Volta	11.12	Roman 1969 (as *Miodon gabonensis*)
120	Pong Tamale	Ghana	9.41	Broadley 1980
121	Mole Nat. Park	Ghana	9.05	Broadley 1980
127	Dano	Upper Volta	11.09	Villiers 1950, 1951
128	near Dano	Upper Volta	c.11.09	Paris 1965.81—2, pers. obs.
132	Garango	Upper Volta	11.45	Viliers 1965 and pers. obs.
136/137	Gorom-Gorom	Upper Volta	14.26	Roman 1969
138	Banda Hills	Ghana	8.10	Broadley 1971b
139	Ouahigouya	Upper Volta	13.35	Roman 1969
147	Ho	Ghana	6.36	pers. obs.
149	Tougouri	Upper Volta	13.18	Roman 1969, 1974
153	Sheribong River	Ghana	8.40	Roux-Estève 1974
154	Birni N’konni	Niger	13.48	Roux-Estève 1974

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Aktionsraum und Anpassungsphänomene des Dünenkäfers *Onymacris laeviceps* Gebien (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) in der Namibwüste

von

HUBERT ROER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Einige Vertreter der Gattung *Onymacris* gehören zu den auffälligsten tag- und dämmerungsaktiven Schwarzkäfern (Tenebrionidae) der inneren Namib Südwestafrikas. Ihr Lebensraum erstreckt sich von den teilweise vegetationslosen Barchandünen bis hin zu den von Galeriewäldern eingesäumten Trockenflüssen, die nur während der Regenzeit nach starken Niederschlägen im Hochland gelegentlich für kurze Zeit Oberflächenwasser führen.

Von den *Onymacris*-Arten, die im Gebiet von Gobabeb (Br. 23°34' S; L. 15°03' E; 408 m) eine für extreme Wüstengebiete ungewöhnlich hohe Populationsdichte erreichen können, ist *rugatipennis* bevorzugter Trockenflußbettbewohner und Pflanzenfolger. Demgegenüber meidet *plana* das Kuiseb-Flußbett, ist aber im übrigen ebenfalls ein Pflanzenfolger. Auf ihn übt der Naras-Strauch *Acanthosicyos horrida* eine besondere Anziehungskraft aus.

In früheren Arbeiten habe ich über Anpassungsphänomene von *O. rugatipennis* (Haag 1875) an das Trockenflußbett des Kuiseb und über das Migrationsverhalten von *O. plana* Peringuey aufgrund von Wiederfunden im Freiland ausgesetzter markierter Käfer berichtet. Im vorliegenden Beitrag wird als weiterer Vertreter dieser Tenebrioniden-Gattung die Species *laeviceps* anhand von Freilandexperimenten untersucht, wobei auch hier Anpassungsphänomene an diesen extremen Wüstenbiotop im Mittelpunkt stehen.

Nach Penrith (1975) erstreckt sich die geographische Verbreitung von *O. laeviceps* über ein Dünenareal, das von Lüderitz im Süden bis zum mittleren Kuiseb im Norden reicht. Zum jahreszeitlichen Auftreten der Käfer haben Holm & Edney (1975) und Holm & Scholz (1980) einige Ergebnisse publiziert, die sich vorwiegend auf Fallenfänge stützen. Danach sind die Imagines zwar wie auch bei *plana* und *rugatipennis* das ganze Jahr über im Gebiet anzutreffen, jedoch nur in den Sommermonaten in großer Anzahl aktiv. Während sich die Aktivität der Käfer im Winter über den ganzen Tag erstreckt, sind sie in der heißen Jahreszeit vormittags und dann erst wieder vom Nachmittag bis zum späten Abend auf der Sandoberfläche anzutreffen. Das Fehlen aktiver Käfer während der Mittagshitze im Sommer erklärt sich aus der lethalen Temperaturgrenze, die nach Edney (1971) bei 48—49° C anzusetzen ist und die damit etwa 2° niedriger als bei *plana* liegt.

Ordnet Koch (1962) *rugatipennis* und *plana* in die Gruppe der Pflanzenfolger ein, so stellt er *laeviceps* zu den ultra-psammophilen Dünenbewohnern der Namibwüste, deren Nahrung nicht aus lebenden Pflanzenteilen, sondern aus Detritus bestehen soll. *O. laeviceps* wäre somit nach Koch nicht auf die Dünenvegetation angewiesen.

Untersuchungsgebiet und Methode

In Anlehnung an unsere *plana-* und *rugatipennis*-Untersuchungen wurden auch diese Freilandexperimente im Raum Gobabeb durchgeführt, wo drei Landschaftstypen zusammenstoßen. Im Norden erstreckt sich eine nahezu vegetationsfreie Steinwüste, und im Süden liegen ausgedehnte Barchan-Wanderdünenfelder. Dazwischen schiebt sich als dritter Biotop der Trockenfluß des Kuiseb mit seinem stellenweise galerieartigen Baumbestand im Uferbereich. Eine detaillierte Biotopbeschreibung sowie Angaben zum allgemeinen Witterungsverlauf während dieser Jahreszeit habe ich 1975 und 1977 gegeben (Roer, 1975 und 1977).

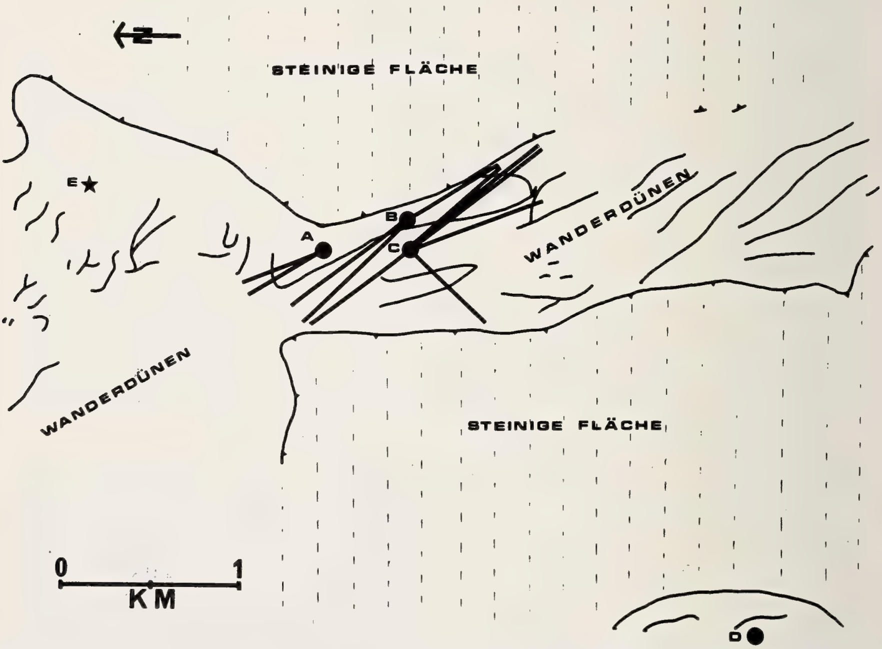


Abb. 1: Kontrollgebiet „Wanderdünen" bei Gobabeb/Namib mit den entferntesten Wiederfunden bei A—C freigelassener markierter Käfer.

Die Untersuchungen an *O. laeviceps* beziehen sich auf ein wenige Kilometer von Gobabeb entferntes Dünenfeld, das von einer unmittelbar an den Trockenfluß angrenzenden Hochdüne ausgehend in etwa südlicher Richtung verläuft und sich nach dort allmählich absenkt. Dieses Dünenfeld wird im Osten und Westen von ebenen Steinflächen eingesäumt. Nach Westen zu erstreckt sich in etwa zwei Kilometer Entfernung parallel dazu ein weiteres Dünenfeld (Abb. 1). Charakterpflanze dieser Dünen ist die perennierende Graminee *Stipagrostis sabulicola*. Sie bildet solitäre, über 1 m hohe Horste und findet sich vorwiegend in den Senken zwischen den Dünenkämmen (Abb. 2). Die Blütezeit dieser Staude fiel in den Kontrolljahren in die Monate Februar—März.

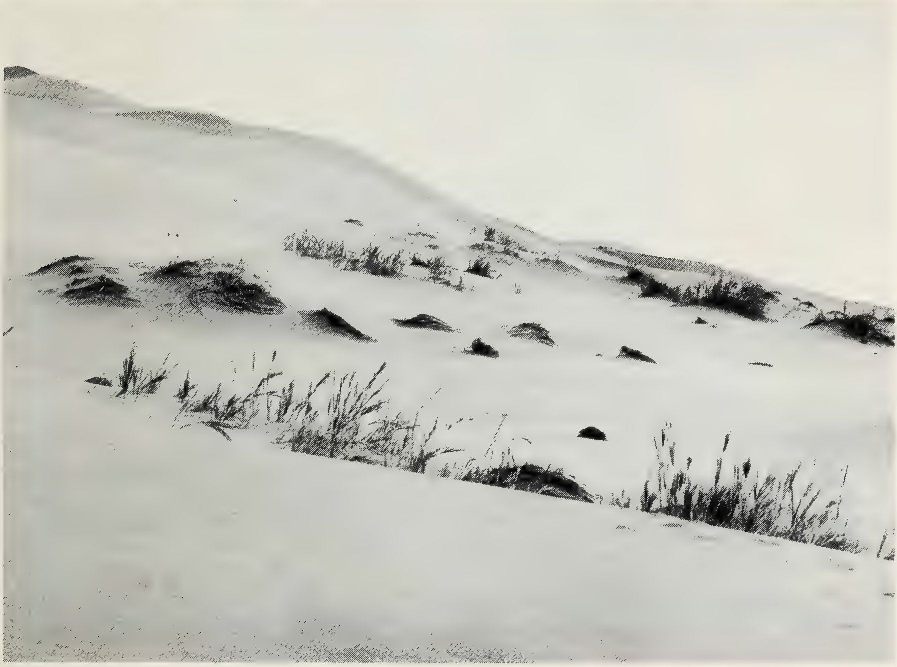


Abb. 2: Bevorzugter Biotop von *Onymacris laeviceps* mit Horsten der Graminee *Stipagrostis sabulicola*.

Die Freilandexperimente beziehen sich im wesentlichen auf im Kontrollgebiet eingetragene und nach der Markierung an drei Lokalitäten ausgesetzte Käfer. Zur Kennzeichnung der Versuchstiere wurden — wie 1975 beschrieben — mit fortlaufenden Nummern versehene Farbpapieretiketten auf die (bei den Adesmiini miteinander verwachsenen) Elytren geklebt (Abb. 3). Zusätzlich erhielten die Käfer als Tageskennzeichen Farblacktupfer aufgetragen. Auf diese Weise ließen sich auch solche Versuchstiere noch wiedererkennen, deren Nummernplättchen sich beim Umherklettern in den harten *Stipagrostis*-Halmen von der Kutikula gelöst hatten.

Aufgrund ihrer Farbsignierung sind auf dem Dünensand umherlaufende oder in den *Stipagrostis*-Horsten nahrungssuchende Versuchstiere tagsüber leicht erkennbar. Da *laeviceps*-Käfer aber auch in den ersten Nachtstunden aktiv sind und sie sich andererseits tagsüber viele Stunden im Sand verborgen halten können, mußten verschiedene Fangmethoden eingesetzt werden: 1. Kontrollen zur Erfassung der tagaktiven Ver-

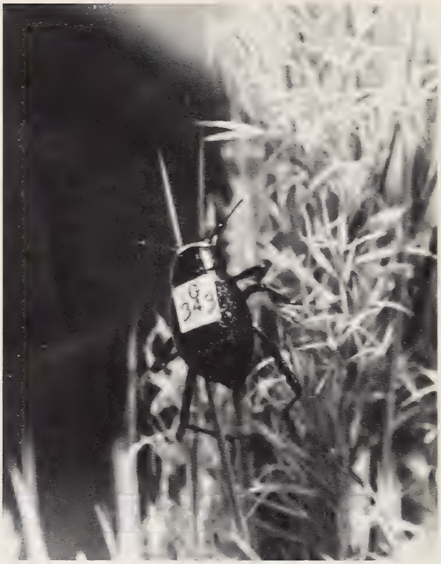


Abb. 3: Gekennzeichnetes *laeviceps*-Weibchen an einer Blütenrispe.

suchstiere und 2. Ausgraben der inaktiven Käfer aus dem Sand. Auf die Benutzung von Bodenfallen wurde verzichtet, weil *laeviceps*-Weibchen infolge geringerer Laufaktivität gegenüber den Männchen in Bodenfallen stark unterrepräsentiert sind.

Zur Ermittlung der Lebensdauer von *O. laeviceps* wurden etwa 100 dieser Versuchskäfer nach Abschluß der Freilanduntersuchungen eingetragen und in einer Klimakammer des Museums Koenig in Bonn unter Wüstenklimabedingungen in Sandkästen gehalten.

Versuche

Den Freilandversuchen des Jahres 1982 waren Vorversuche am Freilassungsort E im Januar—März 1975 vorausgegangen, die erste Hinweise über den Aktionsraum und den Fortpflanzungszyklus von *laeviceps* geben sollten (Abb. 1). Ihnen folgten die Hauptversuche in der Zeit vom 16. 2. bis 15. 3. 1982. An vier Startplätzen, A—D, wurden Käfer in unterschiedlicher Anzahl freigelassen. Über Einzelheiten gibt Tabelle 1 Auskunft, die Lage der Auflaßorte ist aus Abb. 1 ersichtlich. Das Kontrollgebiet umfaßt zunächst das als ,,Wanderdünen'' bezeichnete Gelände, in dem die Startplätze A, B und C liegen, in einer Ausdehnung von etwa 4,5 km Länge und 1—2 km Breite. Hinzu kommt die ,,steinige Fläche'' östlich des Dünengebietes bis zum Kuiseb-Trockenflußbett. Bei den im benachbarten Dünenfeld (Startplatz D) ausgesetzten Tieren wurden keine Wiederfundkontrollen vor Ort vorgenommen, da es hier lediglich darauf ankam, Zuwanderungen über die sandfreie steinige Fläche in die ostwärts angrenzende Dünenzone zu erkennen. Ebenso hatten

Tabelle 1: Zusammenstellung aller in den Dünen bei A—D freigelassener, individuell signierter Käfer und Anzahl der innerhalb der Kontrollzeit wiedergefangenen Versuchtstiere.

Freilassungsort	Datum	Anzahl	davon			Wiederfunde
			♂	♀	Geschl.?	
A	21. II. 82	155	—	—	155	6
	22. II.	77	—	24	53	2
B	23. II.	131	—	36	95	22
	27. II.	222	84	138		88
C	23. II.	55	—	—	55	16
	24. II.	145	64	81		33
	26. II.	251	63	188		95
	1. III.	185	97	83	5	27
	3. III.	235	104	123	8	63
	4. III.	192	105	87		40
	5. III.	256	146	110		75
	6. III.	208	108	100		78
	8. III.	156	—	19	137	47
D	18. II.	84	—	—	84	keine
	19. II.	439	156	114	169	keine
Summe		2791				592 (= 26,1 %)

unsere Kontrollgänge auf der steinigen Fläche östlich der Auflaßorte A—C zum Ziel, Abwanderungen markierter Käfer in Richtung Kuiseb nachzuweisen.

Die Anzahl der im Kontrollgebiet bis zum 15. 3. 1982 wiedergefangenen Versuchstiere beläuft sich auf 592 Individuen. Hinzu kommen maximal 62 Tiere, die aufgrund ihrer Tageskennzeichen wiedererkannt werden konnten. Geht man von den im täglichen Kontrollgebiet um die Startplätze A—C ausgesetzten 2268 Käfern aus, so liegt die Wiederfundquote bei 26,1 % individuell gekennzeichneter Käfer. Wie aus Tabelle 1 ersichtlich, fehlen von den bei D in der Nachbardüne ausgesetzten Käfern jegliche Wiederfunde aus dem Kontrollgebiet.

Zur Bionomie der Käfer

In den Dünen bei Gobabeb tritt *O. laeviceps* während der heißen Jahreszeit ab Mitte Februar relativ zahlreich auf, erreicht aber nach Seely (1973) die Populationsdichte von *plana* und *rugatipennis* nicht. In der Zeit vom 21. 2. bis 8. 3. 1982 wurden im Untersuchungsgebiet 2404 Käfer eingetragen. Geht man von den täglichen Kontrollen während der gesamten Beobachtungszeit aus, so ergibt sich hier eine Populationsdichte von schätzungsweise 5000 Imagines. Nach Stichproben, die ich zwischen Januar und März 1975 und 1979 bei Gobabeb durchführte, ist die Zahl der aktiven Käfer im Januar gering, jedoch bereits in der 1. Februarhälfte stärker, und sie erreicht im März einen Höhepunkt. Diese progressive Bestandszunahme führe ich auf das Schlüpfen der Jungkäfer zurück, das in diese Zeit fällt. So fanden sich bei unseren Käferfängen im Februar—März 1982 wiederholt frisch geschlüpfte Imagines mit noch nicht erhärteter Kutikula. Phänologisch fällt das Populationsmaximum mit der Hauptblütezeit von *Stipagrostis sabulicola* in diesem Dünengebiet zusammen. Nach Seely (briefliche Mitteilung vom 18. 11. 1982) findet man blühende *Stipagrostis* in diesem östlich von Gobabeb gelegenen Untersuchungsgebiet zwar in der Zeit von November bis April — und hier unabhängig von Regenniederschlägen —, jedoch konzentriert sich die Hauptblüte der *sabulicola*-Horste auf den Monat Februar. Demgegenüber erstreckt sich die Blütezeit dieses perennierenden Grases im Raum westlich von Gobabeb, d. h. zur Küste hin, über einen Zeitraum von Januar bis Juni.

Die Tagesaktivität der Käfer war während unserer Kontrollzeit in der ersten Tageshälfte nur sehr gering. Hohe Werte erreichte sie dagegen in den Nachmittag- bis frühen Abendstunden, um dann mit Einbruch der Dunkelheit wieder stark abzunehmen. Nahrungsuchende *laeviceps* trifft man aber noch nach Einbruch der Dunkelheit in den *Stipagrostis*-Horsten an.

Bei den nachmittäglichen Kontrollen begegneten uns in den vegetationsfreien Dünenbereichen und hier insbesondere dort, wo der Wind Detritus abgelagert hatte, kleine Gesellschaften umherlaufender *laeviceps*. Vor allem waren es Männchen, die sich hier einander verfolgten oder im Detritus Nahrung suchten. Näherte man sich ihnen, so tauchten sie entweder im lockeren Flugsand unter, oder sie liefen in den steilen Dünen hoch, um jenseits des Kammes zu verschwinden. Ganz offensichtlich handelt es sich hier um bevorzugte Balzplätze, denn bringt man diese umherlaufenden Männchen mit Geschlechtspartnern zusammen, so löst das bei ihnen Paarungsverhalten aus.

In der ersten Märzhälfte nahm der Käferbestand an diesen Balzplätzen ab, gleichzeitig verstärkte sich das paarweise Auftreten im Bereich der *Stipagrostis*-Horste. So war ein zu Beginn der Kontrollen gut besuchter Balzplatz am 12. März verwaist.

Im Gegensatz zu ihren Geschlechtspartnern wurden *laeviceps*-Weibchen im Februar—März weitgehend im Bereich der *Stipagrostis*-Horste angetroffen. Sie absolvierten hier während der Blütezeit und Samenreife dieses Dünengrases ihren Reifungsfraß (Abb. 4). Trifft man sie tagsüber nicht in den Rispen bei der Nahrungssuche an, so halten sie sich im Sand zwischen den Halmen

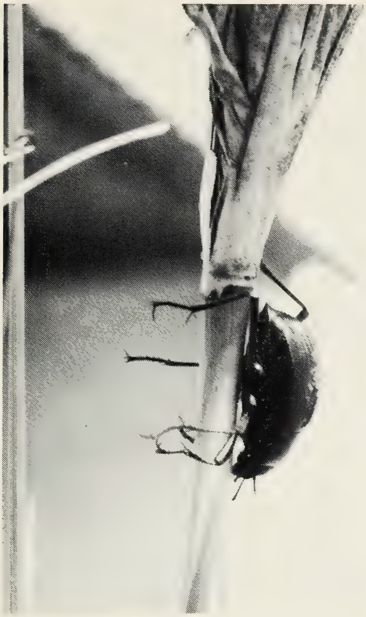


Abb. 4: An einem *sabulicola*-Stengel herunterkletterndes Weibchen.

verborgen. Bei drohender Gefahr lassen sich die in den Horsten umherkletternden Käfer zu Boden fallen, bevor sie im Sand Schutz suchen. Die Tatsache, daß wir im Februar—März 1982 keinen Horst antrafen, in dem nicht wenigstens einige Weibchen im Sand ausgegraben werden konnten, beweist die enge Bindung an dieses Dünengras. Zählt man nämlich die an den oberirdischen Pflanzenteilen fressenden Käfer hinzu, so ergaben sich Ansammlungen von 50—100 *laeviceps* pro *Stipagrostis*-Horst.

Ab Ende Februar nahm die Zahl der paarweise auftretenden Käfer zu. Vielfach hielten sich die Männchen in einiger Distanz zu ihren Geschlechtspartnern, etwa bei der Nahrungssuche in den Blütenrispen. Die angepaarten Tiere leben offenbar längere Zeit beisammen. Kopulierende *laeviceps* wurden nur gelegentlich festgestellt. Häufig fanden wir jedoch bewegungslos auf der Sandoberfläche verharrende Männchen und dicht darunter — jedoch nicht sichtbar — das Weibchen. Andererseits trafen wir beim Graben unter den Horsten auch Pärchen einige cm unterhalb der Erdoberfläche zwischen *sabulicola*-Wurzeln an.

Nach unseren Beobachtungen erfolgt die Eiablage im Bereich der *Stipagrostis*-Büsche. Im März trafen wir hier gelegentlich einzelne Weibchen auf der Sandoberfläche mit ausgezogenem Legebohrer. Bei Stichproben konnten auch Weibchen mit legereifen Eiern nachgewiesen werden. So waren z. B. am

3. März von 5 kontrollierten Weibchen zwei legebereit, und am 6. März hatten von 3 Weibchen zwei heranreifende Eier in ihren Ovarien. Demgegenüber hatte von 10 am 10. März kontrollierten Weibchen keines in Entwicklung begriffene Eier. Möglicherweise hatten diese bereits abgelegt. Die Eiproduktion ist bei dieser Species offenbar wie bei *plana* und *rugatipennis* gering anzusetzen. Während Seely (1973) bis zu 12 Eier pro *laeviceps*-Weibchen angibt, fand ich maximal nur 5.

Ebenso wie *plana* ist auch *laeviceps* ein ausdauernder Läufer, der sich selbst auf dem lockeren Dünensand noch rasch fortzubewegen weiß. Wir hatten daher bei unseren Freilandversuchen davon auszugehen, daß Migrationen zumindest zwischen benachbarten Sanddünenfeldern für beide Arten zum Verhaltensinventar gehören. Zur Klärung dieser Frage wurden folgende Untersuchungen vorgenommen:

1. Umfassende Wiederfundkontrollen im Auflaßgebiet der Versuchstiere A—C.
2. Kontrolle der das Dünenfeld A—C umgebenden steinigen Fläche auf markierte wie auch unsignierte *laeviceps*.
3. Nachweis von Immigrationen bei D ausgesetzter markierter Käfer in das Dünengebiet A—C.

Tabelle 2: Entfernteste Wiederfunde der markierten Käfer und Zeitspanne zwischen Start und Wiederfang in Tagen.

Freilassungsort	Nr.	Geschlecht	Tage zwischen Start und Wiederfund	Richtung und Entfernung zum Wiederfundort	
A	J - 96	♂	15	NW	500 m
	J -197	♂	15	NW	500 m
B	G-193	♀	11	NW	750 m
	S -182	♀	11	NW	750 m
	G-227	♀	11	NW	750 m
	S-203	♀	11	NW	750 m
	S - 9	♂	18	SE	550 m
C	E-309	♀	4	NW	650 m
	H-111	♀	4	SW	550 m
	E- 77	♀	10	SSE	750 m
	Tageszeichen v. 4. III.	♂	9	SE	900 m
	Tageszeichen v. 1. III.	♂	12	SE	900 m
	P- 65	♂	5	SE	650 m

Die entferntesten Wiederfundpunkte in A—C freigelassener Käfer sind in Abb. 1 zusammengestellt (siehe auch Tabelle 2). Danach wurde kein Versuchstier mehr als 900 m vom Auflaßort entfernt wiedergefunden. Eine bevorzugte Ausbreitungsrichtung läßt sich zwar nicht erkennen, doch ist nicht auszuschließen, daß der Verlauf der Dünenkämme und -täler einen gewissen Leitlinieneinfluß ausübt. Es zeigte sich ferner, daß weder Zuwanderung von außen ins Kontrollgebiet nachweisbar war, noch fanden sich in den steinigen Flächen *laeviceps*-Käfer, die auf Einwanderung in dieses Dünenfeld hätten schließen lassen. Nur einmal wurde ein unmarkiertes Männchen etwa 100 m vom Dünenrand entfernt in der Nähe eines *Stipagrostis*-Horstes zwischen Steinen umherlaufend angetroffen. Die Tatsache, daß die Masse der Versuchtiere noch nach Tagen im Umkreis von ca. 100 m um die Auflaßorte an *Stipagrostis*-Büschen bzw. an Dünenkämmen gefunden wurde und sich die Weibchen erst nach Ablauf einer Woche großenteils auf die umliegenden Horste verteilt hatten, spricht gegen einen die benachbarten Dünenfelder umfassenden Aktionsraum dieser Population.

Zieht man die Lebenserwartung von *O. plana* und *rugatipennis* im Freiland zum Vergleich heran, dann dürften auch die *laeviceps*-Käfer langlebig sein. Mir stehen zwar noch keine diesbezüglichen Freilandwiederfunde markierter Käfer zur Verfügung, es weisen jedoch Gefangenschaftsbeobachtungen in einer Wüstenkammer des Museums Koenig Bonn darauf hin, daß die Imagines zwei Vegetationsperioden überleben können. So hat eines von 30 am 4. 3. 1979 im Untersuchungsgebiet Gobabeb eingetragenen *laeviceps*-Weibchen bis zum 7. 12. 1980 in Gefangenschaft gelebt und damit ein Mindestalter von einem Jahr und 9 Monaten erreicht. Eingehende diesbezügliche Labor-Untersuchungen, die gleichzeitig auch Fragen des Diapauseverhaltens klären sollen, sind noch nicht abgeschlossen.

Feinde

Angesichts der hohen Populationsdichte von *O. laeviceps* in der inneren Namibwüste ist nicht auszuschließen, daß sich räuberische Feinde, die in dieser kargen Region heimisch sind, auf das Erbeuten von *laeviceps*-Käfern spezialisiert haben. Ich konnte bei meinen Freilanduntersuchungen zwei Prädatoren ermitteln, die diesen Käfern offenbar gezielt nachstellen. Wie Fährten im Sand nachweisen und Beobachtungen bestätigen, durchstreifen Schakale in unregelmäßigen Abständen vor allem nachts die Dünen bei Gobabeb. Sie laufen dabei nahezu jeden *Stipagrostis*-Horst an und durchsuchen dort den Sand. Ebenso werden Ansammlungen von Detritus im Bereich der Dünenkämme von ihnen durchsucht. Da sich im Kot der Schakale Chitinteile von *plana* und *laeviceps* zahlreich finden, müssen wir annehmen, daß sie die Käfer sehr erfolgreich ausgraben und erbeuten. Nach den Kotanalysen zählt *laeviceps* während dieser Jahreszeit zum festen Beutebestand des Schakals.

Imagines von *laeviceps* erbeutet auch das Namib-Chamaeleon (*Chamaeleo namaquensis*) (Abb. 5). Während der *Stipagrostis*-Blüte traf ich einzelne Tiere auf Beutefang in den oberen Pflanzenteilen zwischen den ihren Reifungsfraß durchmachenden *laeviceps*-Käfern an. Allerdings ist *Ch. namaquensis* im Kontrollgebiet keineswegs häufig anzutreffen, so daß ihm hier populationsdynamisch wohl keine entscheidende Bedeutung beigemessen werden kann (Holm & Scholz 1980).

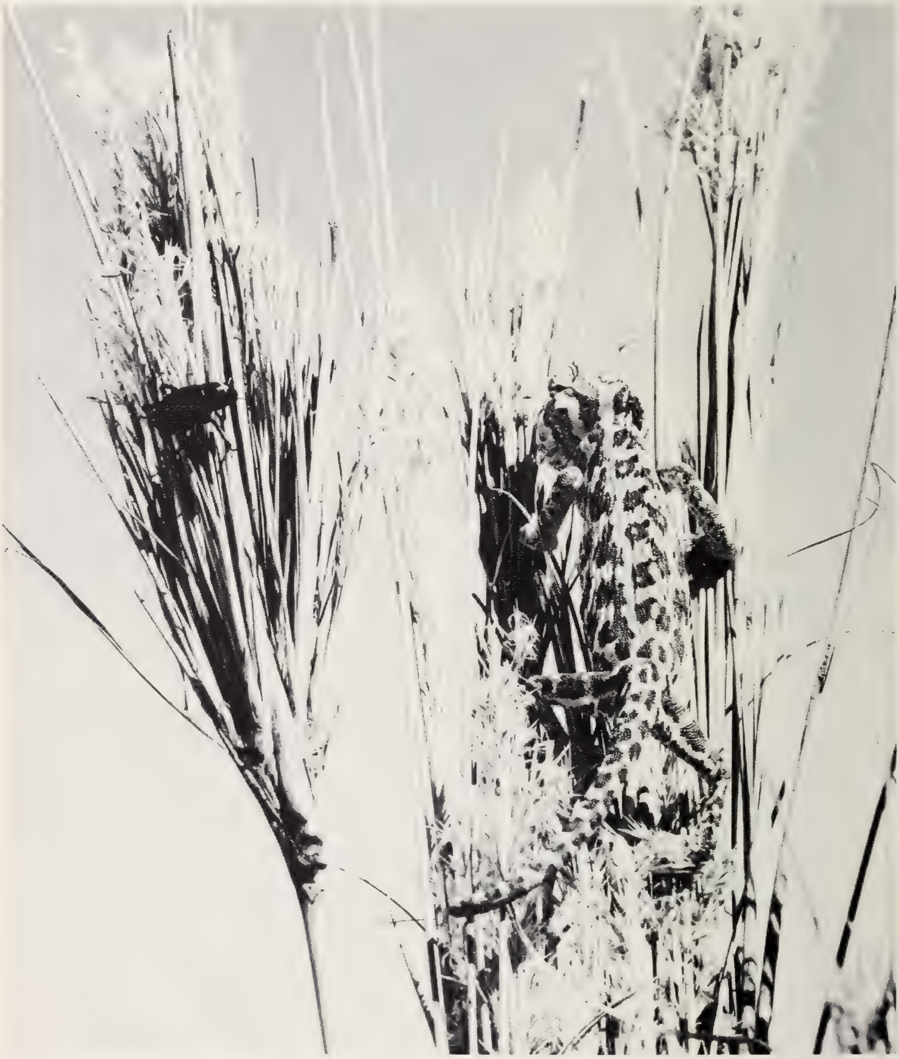


Abb. 5: Auf Beute lauerndes Namib-Chamaeleon (*Chamaeleo namaquensis*) an *Stipagrostis sabulicola*. (Fotos vom Verfasser)

Besprechung der Ergebnisse

Die hohe Laufaktivität und -geschwindigkeit tagaktiver Namibwüstenkäfer der Gattung *Onymacris* hat sicher zu der verbreiteten Annahme geführt, diese Schwarzkäfer seien zur Überwindung größerer Distanzen prädestiniert und müßten folglich den Migranten zugeordnet werden. So schreiben z. B. Hamilton III et al. (1976) in ihrem der sozialen Organisation von *O. rugatipennis* gewidmeten Beitrag ''many individuals move long distances from the place where they were active on the preceding day''. Belegt wurden diese Angaben jedoch von den genannten Autoren nicht. In früheren Arbeiten hatte ich den Aktionsraum von *O. plana* und *rugatipennis* in der inneren Namib untersucht (Roer, 1975, 1977 und 1981), und zwar während der heißen Jahreszeit von Januar bis März. Dabei konnten in Freilandversuchen bei *O. plana* sich über 10—20 km Entfernung erstreckende und zu benachbarten Dünenfeldern führende Wanderungen einzelner Käfer nachgewiesen werden, während sich im Gegensatz hierzu bei *rugatipennis* keine Wiederfunde zeigten, die über 1,5 km von ihrem Auflaßort hinausreichten.

Unsere sich auf die gleiche Jahreszeit beziehenden Untersuchungen an *O. laeviceps* geben uns ebenfalls keine Hinweise auf ausgedehnte, mit *plana* vergleichbare Wanderleistungen. Es zeigt sich hier vielmehr eine Parallele zu *rugatipennis*. Offenbar haben beide Arten einen im Vergleich zu *plana* räumlich relativ eng begrenzten Aktionsraum.

In seiner grundlegenden Studie über die Tenebrionidenfauna der Namib widmet Koch den Barchan-Dünenbewohnern besondere Aufmerksamkeit (Koch 1962). Arten, die unabhängig von lebenden Pflanzen existieren können und die auch nicht von diesen angezogen werden, bezeichnet er als ultrapsammophil (...''for they no longer depend on active plant life, but just dwell anywhere in the barran wastes of sand, without necessary being attracted by plants, or gravitating towards any other central object.''). Zu diesen hochspezialisierten Dünenbewohnern stellt Koch auch einige *Onymacris*-Arten, darunter *O. unguicularis* mit seinen Subspecies *polita*, *laeviceps*, *brincki*, *candidipennis* und *O. bicolor* mit der Subspecies *marshalli*. Inzwischen hat Penrith nachgewiesen, daß *laeviceps* als eigene Art anzusehen ist (Penrith, 1975). Am Rande sei erwähnt, daß *unguicularis* im Gegensatz zu *laeviceps* in den Dünen bei Gobabeb nur eine sehr geringe Dichte erreicht. So standen bei meinen Fängen im Jahre 1982 2268 eingetragenen *laeviceps* nur 5 *unguicularis* gegenüber. Den ultra-psammophilen Arten stellt Koch die Gruppe der ''plantfollowers'' gegenüber, zu denen er *O. plana* und *rugatipennis* rechnet. Die vorliegenden Untersuchungen lassen vermuten, daß Koch sich bei dieser Aussage auf jene *laeviceps* stützt, die sich vor allem im Bereich der Dünenkämme und im dort abgelagerten Detritus in den Sommermonaten oft in großer Anzahl aufhalten, nämlich um männliche Käfer. Diese locken durch ihre hohe Laufaktivität nicht nur die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich, sie werden auch bei der hier unter Coleopterologen üblichen Fallenfangmethode vorwiegend erbeutet. So waren z. B. von 250 aus Barberfallen stammenden und mir am 18. 2. 1982 übergebenen *laeviceps* 80 % männlichen Geschlechts. Während aber in der hochsommerlichen Schlüpf- und Paarungszeit die Männchen in den vegetationsfreien Bereichen der Dünen überrepräsentiert sind, überwiegen die Weibchen in den *Stipagrostis*-Horsten. Die Tatsache, daß die Weibchen hier nicht nur ihren Reifungsfraß absolvieren, sondern auch zur Eiablage kommen, läßt auf eine enge Bindung von *O. laeviceps* an *Stipagrostis sabulicola* schließen. Daraus ist zu folgern, daß *laeviceps* und *plana*, die beide in den Dünen vorkommen, den Pflanzenfolgern zugeordnet werden müssen. Obwohl beide im Bereich der Dünen in den *Stipagrostis*-Horsten anzutreffen sind, besteht zwischen ihnen keine unmittelbare Nahrungskonkurrenz, denn *plana* fehlt die Fähigkeit, zur Nahrungssuche an den Grashalmen hochzuklettern und die *sabulicola*-Blüten- und Fruchtrispen auszufressen.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Frau Dr. M.K. Seely, Direktor der Desert Ecological Research Station Gobabeb, Walvis Bay, S.W.A./Namibia, und ihren Mitarbeitern, einmal für die großzügige Unterstützung meiner Untersuchungen in der Namib und zum anderen für bereitwillige Auskünfte hinsichtlich phänologischer Daten. Ferner danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Förderung dieser Arbeiten.

Zusammenfassung

Der tag- und dämmerungsaktive Wüstenschwarzkäfer *Onymacris laeviceps* Gebien (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini), ein zum Massenauftreten neigender, laufgewandter Sanddünenbewohner der inneren Namib Südwestafrikas (Namibia), hat im Vergleich zu der im gleichen Biotop lebenden verwandten Species *O. plana* nur einen begrenzten Aktionsraum. Dieser beschränkt sich nach im Februar—März 1982 bei Gobabeb (23°34'S, 15°03'E, 408 m) durchgeführten Freilandversuchen mit markierten Käfern auf ein Dünenfeld, während bei *plana* zur gleichen Jahreszeit Migrationen zu benachbarten Dünenarealen normal sind.

Die weiblichen *laeviceps* zeigen eine enge Bindung an die in den tieferen Lagen der Dünenfelder üppige Horste bildende Graminee *Stipagrostis sabulicola*. Zum einen machen sie hier ihren Reifungsfraß durch, zum anderen kommen sie im Bereich der Horste zur Eiablage. Demgegenüber konzentrieren sich die Männchen im Bereich der Dünenkämme, wo sie sich vorzugsweise von Detritus ernähren. Obwohl *O. plana* und *laeviceps*-Weibchen als Pflanzenfolger einzustufen sind, die sich in ein und demselben Biotop auf dieser Graminee konzentrieren, besteht zwischen ihnen keine unmittelbare Nahrungskonkurrenz, da nur *laeviceps* befähigt ist, an den *Stipagrostis*-Halmen bis zu den Rispen hochzuklettern und diese Futterquelle zu nutzen.

Summary

The day-active desert tenebrionid beetle *Onymacris laeviceps* Gebien (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) is a very quick running inhabitant of sand dunes of the Inner Na-

mib in Southwest Africa and tends to gradations. In comparison with the related species *O. plana* which lives in the same habitat, it has a rather limited range. According to investigations performed in February and March 1982, near Gobabeb (23°34'S, 15°03'E, alt. 408 m) with marked beetles, this is restricted to one dune area while in *plana* in the same season migrations to the neighbouring dune area are normal.

Females of *O. laeviceps* show a close bond to *Stipagrostis sabulicola* (Fam. Gramineae) which produces big patches in the depressions of the dune areas. On the one hand, they here have their maturity meal, on the other hand they lay their eggs in the neighbourhood of the patches. Meanwhile the males concentrate in the zones of the dune ridges where they feed primarily on detritus. Whereas the females of *O. laeviceps* and *O. plana* have to be classified as plant followers, since they concentrate in the same habitat upon the same plant, there is no direct food competition; only *laeviceps* is able to climb up to the panicle of *Stipagrostis* to use this food.

Literatur

Edney, E.B. (1971): The body temperature of Tenebrionid beetles in the Namib Desert in Southern Africa. — J. exp. Biol. 55: 253—272.

Hamilton III, W.J., R.E. Buskirk & W.H. Buskirk (1976): Social organization of the namib desert tenebrionid beetle *Onymacris rugatipennis.* — Can. Entomol. 108: 305—316.

Holm, E., & E.B. Edney (1973): Daily activity of Namib Desert arthropods in relation to climate. — Ecology 54: 45—57.

— & C.H. Scholtz (1980): Structure and pattern of the Namib Desert dune ecosystem at Gobabeb. — Madoqua 12: 5—39.

Koch, C. (1962): The Tenebrionidae of Southern Africa. XXXI. Comprehensive notes on the tenebrionid fauna of the Namib Desert. — Sci. Pap. Namib Desert Research Station 10: 108 pp.

Penrith, M.L. (1975): The species of *Onymacris* Allard (Coleoptera: Tenebrionidae). — Cimbebasia, Ser. A, 4: 48—97.

Roer, H. (1975): Zur Lebensweise des Namibwüstenkäfers *Onymacris plana* Peringuey (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) unter besonderer Berücksichtigung seines Migrationsverhaltens. — Bonn. zool. Beitr. 26: 239—256.

— (1977): Aktionsraum und Anpassung des Namibwüstenkäfers *Onymacris r. rugatipennis* (Haag 1875) (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) an das Trockenflußbett des Kuiseb in Südwestafrika. — Zool. Jb. Syst. 104: 560—576.

— (1981): Weitere Untersuchungen zur Anpassung des Namibwüstenkäfers *Onymacris r. rugatipennis* (Haag 1875, Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) an das Trockenflußbett des Kuiseb in Südwestafrika. — Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 3: 218—222.

Seely, M.K. (1973): Factors controlling reproduction of certain Namib Desert tenebrionids. — Madoqua, Ser. 2, 2: 63—65.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hubert Roer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden III. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen (Diptera, Tipulidae)*)

von

BR. THEOWALD und P. OOSTERBROEK

Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Amsterdam

Einleitung

Die etwa 530 Tipuliden-Species des westpalaearktischen Gebietes sind in drei Gruppen einzuteilen: 1. mediterrane Arten, 2. boreale und montane Arten, 3. Arten der europäischen Tiefebenen.

1. Mediterrane Arten

Etwa die Hälfte der westpalaearktischen Tipuliden-Arten hat rein mediterrane Verbreitung. Wenn auch in mehreren Gattungen und Untergattungen mediterrane Arten vorkommen, ist doch nur die *Tipula*-Untergattung *Lunatipula* charakteristisch für das mediterrane Gebiet. Fast alle Taxa dieser Untergattung sind in ihrer Verbreitung auf die mediterranen Gebiete der Holarktis beschränkt (Theischinger & Theowald, 1981). Im mediterranen Raum des westpalaearktischen Gebietes zählt man 250 *Lunatipula*-Arten, die meisten mit sehr beschränkter Verbreitung, woraus hervorgeht, daß es sich hier um junge und/oder stenöke Arten handelt. Einige mediterrane Arten haben sich wahrscheinlich im warmen Atlantikum (7500—5000 v.h.) nach Mittel- und Westeuropa ausgebreitet und kommen dort heute noch an einigen isolierten Stellen als Reliktpopulationen vor: z. B. *Tipula (Lunatipula) brunneinervis* Pierre, *longidens* Strobl, *pustulata* Pierre, *selenitica* Wiedemann. Nur etwa 10 *Lunatipula*-Arten haben eine größere Verbreitung im europäischen Raum.

2. Boreale, boreo-alpine, alpine und montane Arten

Etwa ein Drittel der westpalaearktischen Tipuliden-Species findet sich nur in den Gebirgen und/oder in den borealen Gebieten Europas. Es sind die meisten *Prionocera*-Arten, die meisten Arten der *Tipula*-Untergattungen *Arctoti-*

---

*) I. Die Tipuliden von Nordafrika. Beaufortia 30: 179—192 (1980). — II. Die Tipuliden der Iberischen Halbinsel. Beaufortia 31: 31—50 (1981). — IV. The Tipulidae of Corsica and Sardinia. Mitt. schweiz. ent. Ges. 55: 317—332 (1982).

pula, *Pterelachisus*, *Mediotipula* und *Vestiplex* und viele Arten von *Savtshenkia*. Manche von ihnen hatten im Eiszeitalter wohl eine größere Verbreitung in den Tundren von Mittel- und Westeuropa und kommen dort noch an einigen Stellen in Reliktpopulationen vor, z. B. *Tipula (Vestiplex) excisa* Schummel und *T. (Savtshenkia) subnodicornis* Zetterstedt. Auch hier handelt es sich um stenöke Arten, in ihrer Verbreitung beschränkt auf Gebirge und Tundren, zuweilen auch auf bestimmte Höhen oder Vegetationstypen.

3. Arten der europäischen Tiefebenen

Zu dieser Gruppe gehören etwa 85 Arten, d. h. nur etwa 15 % der westpalaearktischen Tipulidenfauna finden sich in den Tiefebenen von West- und Mitteleuropa. Fast alle westpalaearktischen Gattungen und Untergattungen sind unter ihnen vertreten. Im Gegensatz zu Gruppe 1 und 2 haben die Arten von Gruppe 3 eine viel weitere Verbreitung. Fast alle reichen von England im Westen bis Westrußland im Osten, von Südskandinavien im Norden bis Südfrankreich im Südwesten und Nordgriechenland im Südosten. Eine Anzahl ist im Norden sogar bis Mittel- und Nordfennoskandien, im Südwesten bis weit in das iberische Gebiet und im Südosten bis nach Transkaukasien oder sogar bis zum Iran verbreitet. Einige sind eurasisch. Alle kommen auch in den montanen Gebieten vor, und einige in den Gebirgen bis zu 2000 m. Die Arten von Gruppe 3 sind durchschnittlich wohl viel stärker euryök als die von Gruppe 1 und 2.

In dieser Arbeit werden jene Arten behandelt, die in den Tiefebenen von West- und Mitteleuropa vorkommen und nicht offensichtlich Relikte von mediterranen oder borealen/montanen Arten sind. Nicht berücksichtigt sind die wenigen Arten, die nur in den Tiefebenen Osteuropas vorkommen, z. B. *Tipula (Lunatipula) mellea* Schummel, und einige Arten, deren Verbreitung ungenügend bekannt ist, z. B. *Nephrotoma lamellata* (Riedel), *Tipula (Pterelachisus) pseudoirrorata* Goetghebuer und *T. (Yamatotipula) quadrivittata* Staeger. Bezüglich der Verbreitung stützen wir uns auf Mannheims in Lindner (1951—1968), Oosterbroek (1978, 1979 a—c, 1980), Savtshenko (1961, 1964, 1973), Theowald in Lindner (1973—1980), Theowald & Oosterbroek (1980, 1981, 1983), auf die dort verzeichnete Literatur und dankbar auf persönliche Mitteilungen von Frau Dr. E. Erhan-Dinca, Frau Dr. D. Simova-Tosić und den Herren Dr. E. N. Savtshenko und G. Theischinger. Funddaten des Materials in der Sammlung des Zoologischen Museums Amsterdam und des Museums Alexander Koenig Bonn sind miteinbezogen. Wir danken allen genannten Personen für Mitteilungen und Kritik, G. Theischinger insbesondere für die Korrektur des deutschen Textes.

Tabellen

Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen sind zum Teil rein europäisch, zum Teil eurasisch (mit oder ohne Disjunktion). In den Tabellen findet sich diese Information in der Spalte „Asien". In weiteren Spalten ist die Verbreitung nach Norden (Schweden), nach Südwesten (Iberische Halbinsel, hier kurz als „Iberien" bezeichnet), nach Süden (Italien, Korsika und Sardinien) und nach Südosten (Ukraine, Türkei, Transkaukasien und Iran) angegeben. Bei insgesamt 10 der 84 Arten sind diese Verbreitungsangaben durch einen Punkt (●) ergänzt. Dies betrifft hauptsächlich weniger gesammelte Arten, z. B. Arten, deren Larven sich in Holz entwickeln, Arten aus feuchten Moorgebieten und Spätherbstarten. Auf Grund ihrer bisher bekannten Verbreitung sind sie auch in den Gebieten zu erwarten, in deren Spalte unter ihrem Namen ein Punkt eingezeichnet ist. Auf der Balkanhalbinsel sind 11 Arten entweder nur vom Osten oder nur vom Westen bekannt. Auch dies sind größtenteils Arten, die ebenso an anderen Stellen Europas wenig gesammelt wurden. Die meisten von ihnen sind aber wohl doch auf der ganzen Balkanhalbinsel zu erwarten. In den Tabellen bedeutet:

x	kommt vor
●	ist nicht nachgewiesen, aber zu erwarten
d	disjunkte Verbreitung in Europa und Asien
s	Subspecies oder Schwesterart (mit Zahl: mehrere Subspecies)
N	nur in der nördlichen Hälfte
M	nur bis zur Mitte
O	nur im Osten
S	nur im Süden
W	nur im Westen

Die einzelnen Tipuliden-Genera und die Subgenera von *Tipula* sind in den Tabellen 1—6 ohne taxonomische Wertung und ohne Autornamen in alphabetischer Reihenfolge angeführt. Weitere taxonomische und nomenklatorische Information findet sich in Tabelle 7.

Auf Grund von Übereinstimmung bezüglich ihrer Verbreitung in Südeuropa sind die Tipuliden der europäischen Tiefebenen in 6 Gruppen einzuteilen:

1. nur im iberischen Gebiet (Tabelle 1),
2. nur auf der Balkanhalbinsel (Tabelle 2),
3. nur auf der Balkanhalbinsel und in Italien (Tabelle 3),
4. auf der Balkanhalbinsel, in Italien und auf der Iberischen Halbinsel (Tabelle 4),
5. nicht in Südeuropa verbreitete Arten (Tabelle 5),
6. Arten mit abweichender Verbreitung (Tabelle 6).

Das iberische Faunengebiet ist seit Strobl (um 1900) stark besammelt worden. Die Arten der europäischen Tiefebenen zeigen dort das Einwanderer-Modell (Theowald & Oosterbroek, 1981). In den Tabellen sind unter Nordiberien die Arten aufgenommen, die in den Pyrenäen und/oder dem Kantabrischen Gebirge vorkommen, unter Iberien jene, die auch weiter im Süden heimisch sind. Letztgenannte sind wieder eingeteilt in Arten, die nur bis in die zentralen Gebirge vorkommen, und Arten, die auch im Süden der Halbinsel nachgewiesen wurden.

Das italienische Faunengebiet ist ebenfalls gut bekannt. Die Arten der europäischen Tiefebenen zeigen dort das Relikt-Modell (Theowald & Oosterbroek, 1983). Unter Norditalien sind die Arten aufgenommen, die nur in den italienischen Alpen, der Po-Ebene und in den Nordapenninen vorkommen, unter Italien die Arten, die auch südlich der Nordapenninen nachgewiesen sind. Die Tipuliden von Korsika und Sardinien sind verhältnismäßig gut bekannt. Die Tipulidenfauna dieser Inseln ist, im Gegensatz zu jener des italienischen Festlandes (excl. Alpen), überwiegend mittel- und westeuropäisch und nicht mediterran, was darauf hinweist, daß sie vielleicht im Würm, jedenfalls aber in einer der Eiszeiten, vom Festland auf die Inseln gelangt ist (Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1983).

Die Tipulidenfauna der Balkanhalbinsel ist zum Teil gut, zum Teil ungenügend bekannt. Fast unbekannt ist die Fauna von Albanien, Bulgarien, Nordostgriechenland und der europäischen Türkei. In Griechenland wurde vor allem die Tipulidenfauna des trockenen Mittel- und Südgriechenland untersucht, weniger die des feuchteren griechischen Mazedonien. Die Tipulidenfauna von Jugoslawien (fast nur durch Simova) und von Rumänien (fast nur durch Erhan) sind viel besser bekannt. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen zeigen auf der Balkanhalbinsel eine homogene Verbreitung. In den Tabellen sind jene Arten, die im Westen der Halbinsel wenigstens bis in das jugoslawische Mazedonien und im Osten wenigstens bis in die Südkarpaten nachgewiesen sind, unter Balkan angeführt, alle anderen unter Nordbalkan.

Die Tipulidenfauna der Ukraine und von Transkaukasien wurde in letzter Zeit durch Savtshenko bekannt. Aus der asiatischen Türkei wurde über Tipuliden bisher wenig veröffentlicht. Auf Grund der Bearbeitung rezenter Ausbeuten mehrerer Sammler kennen wir heute aber schon über 100 Arten dieses Gebietes. Auch im Iran wurde in den letzten Jahren mehrfach gesammelt. Aus allen Ausbeuten geht hervor, daß die türkische und die iranische Tipulidenfauna nur wenige Arten enthalten, die auch in den Tiefebenen Europas vorkommen.

Heutige Areale

Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen zeigen hauptsächlich 3 Verbreitungstypen:

Typ 1: europäische Tiefebenen und iberisches Faunengebiet,
Typ 2: europäische Tiefebenen und Balkanhalbinsel,
Typ 3: europäische Tiefebenen und Nordeuropa.

Typ 1: europäische Tiefebenen und iberisches Faunengebiet (Tabelle 1)

Insgesamt 9 Arten zeigen dieses Modell. In ihrer Verbreitung sind sie alle rein europäisch. Sie haben keine nahverwandten Species im asiatischen Gebiet und auch nicht auf der Balkanhalbinsel. Wenn sie nahe Verwandte haben, finden sich diese im iberischen Gebiet oder in West- und Mitteleuropa. Die meisten dieser Arten sind westeuropäisch, *Tipula (Savtshenkia) confusa* z. B. kommt kaum östlich des Rheins vor. Die größte Verbreitung hat *Nephrotoma flavescens*, die von Westeuropa nördlich der Schweiz bis zur Mitte der Balkanhalbinsel vorkommt. Zu dieser Gruppe sind auch drei westeuropäische *Savtshenkia*-Arten zu zählen, die zwar bis heute von der Iberischen Halbinsel noch nicht bekannt, als Spätherbstarten (im Spätherbst wurde im iberischen Gebiet nie systematisch gesammelt) dort aber zu erwarten sind (*signata*, *staegeri*, *subvafra*). Alle Arten dieses Verbreitungsmodells (die Spätherbstart *subvafra* ausgenommen) sind auch von England bekannt, *Dolichopeza albipes*, *Tipula (Savtshenkia) confusa* und *staegeri* und *Tipula (Tipula) paludosa* auch von den Färöer, *confusa* sogar von Island. Die meisten Arten kommen auch in Südschweden vor, einige sogar bis Mittelschweden. Die Verwandtschaftsbeziehungen deuten darauf, daß sie schon länger im iberischen Gebiet heimisch sind. Nach der Würmeiszeit sind sie wohl von dort nach West- (und Mittel-) Europa gekommen.

Tabelle 1

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Dolichopeza																
albipes		x	x					x		x	M					
Lunatipula																
cava		x	x							x	S					
Nephrotoma																
flavescens		x	x				x	x		x	S					
Savtshenkia																
confusa		x	x							x	M					
signata		●	x							x	M					
staegeri		●	x							x	S					
subvafra		●	x													
Schummelia																
yerburyi		x	x							x						
Tipula																
paludosa		x	x				x	x		x	M					

Typ 2: europäische Tiefebenen und Balkanhalbinsel (Tabellen 2, 3, 4)

Die Arten der Tabellen 2, 3 und 4 zeigen in ihrer Verbreitung keine wesentlichen Unterschiede. Alle kommen auf der Balkanhalbinsel und in Mittel- und Westeuropa vor, die Arten der jeweils nachfolgenden Tabelle sind aber durchschnittlich mehr nach Südwesten und nach Südosten verbreitet. In ihrer Verbreitung nach Norden (England, Schweden) gibt es keine deutlichen Unterschiede.

Die 25 Arten von Tabelle 2 sind auf der Balkanhalbinsel und in Mittel- und Westeuropa heimisch. Die meisten kommen auch in England und in Schweden vor, in der Ukraine reichen sie mehr oder weniger weit nach Osten, einige sogar bis zum Kaukasus oder nach Transkaukasien. Die meisten finden sich auch in Norditalien, etwas weniger auch in Nordiberien. Nur vom Norden der Balkanhalbinsel bekannt, aber zu dieser Artengruppe gezählt, sind *Tipula (Lunatipula) selene*, deren Larven im Mulm von *Fagus* leben (in Europa von balkanischer Herkunft), und *Tipula (Yamatotipula) pierrei* und *pruinosa*, die bis zum Kaukasus (*pierrei*) oder bis Transkaukasien (*pruinosa*) nachgewiesen sind. Diese drei Arten wurden auf der Balkanhalbinsel vielleicht übersehen. Verhältnismäßig viele dieser Arten sind eurasisch, meist mit Disjunktion, von

Tabelle 2

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Beringotipula																
unca			x				x	x	O	x	x	x		x		d/s
Ctenophora																
festiva							x	x	x							
Lunatipula																
laetabilis							x	x	x	x	M					d
selene								x	●	x	M	x		x		
Nephrotoma																
aculeata			x					x	x		x	x		x		d
dorsalis			x				x	x	O	x	x	x				d
lunulicornis ...			x					x	x	x	S	x				d
quadristriata ..			x				x	x	W	x	M	x				d
scurra							x	x	x	x	M	x				x
Nigrotipula																
nigra							x	x	x	x	M	x		x		x
Odonatisca																
nodicornis			x					x	O	x	M	x				d
Pterelachisus																
irrorata			x				x	x	x	x	x	x				d
pabulina			x				x	x	x	x	S	x				
pseudo-variipennis			x				x	x	x	x		x				
truncorum							x	x	x	x	x	x				
varipennis							x	x	x	x	x	x				d

Tabelle 2 (Fortsetzung)

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Savtshenkia																
alpium			x				x	x	x	x	x					
Schummelia																
variicornis			x				x	x	x	x	x	x				d
Tanyptera																
nigricornis			x					x	W	x	x	x				d
Vestiplex																
hortorum							x	x	x	x	S	x				
nubeculosa ...							x	x	x	x	x	x				
Yamatotipula																
couckei								x	O	x	x	x				d
pierrei								x	●	x	x	x				x
pruinosa							x	x	●	x	S	x		x		d
submontium ..			x					x	x							

keiner gibt es eine Subspecies oder sehr ähnliche Schwesterart im iberischen Gebiet.

Die 22 Arten von Tabelle 3 haben eine ähnliche Verbreitung wie jene von Tabelle 2, kommen aber auch in Italien vor, einige überdies auf Korsika und/oder Sardinien; fast alle finden sich auch im Norden des iberischen Faunengebietes, und verhältnismäßig mehr Arten als von Tabelle 2 reichen weit nach Osten, nach Transkaukasien, der Türkei oder dem Iran. Von einer Reihe dieser Arten kennt man in Teilen ihres Verbreitungsgebietes sehr ähnliche oder Schwesterarten, was darauf hinweist, daß sie dort schon länger heimisch sind. Fast von der Hälfte jener Species kennt man eine Unterart im iberischen Gebiet. Obwohl nicht in Italien nachgewiesen, wurden *Nephrotoma analis* und *croceiventris* auf Grund ihrer Unterarten im iberischen Gebiet zu dieser Gruppe und nicht zu Gruppe 2 (Tabelle 2) gezählt. Gleiches gilt für *Tipula (Yamatotipula) marginella* auf Grund ihres Vorkommens auf Korsika. Die *Nephrotoma*-Arten *crocata*, *croceiventris*, *pratensis* und *scalaris* gehören ausnahmslos zur *crocata*-Gruppe (Oosterbroek, 1980). Von den ersten drei kennt man im iberischen Gebiet je ein Schwestertaxon, von *scalaris* existiert dort eine von der europäischen isolierte Population. *N. scalaris* wird deshalb auch zu dieser Gruppe gezählt und nicht zu Gruppe 4 (Tabelle 4). Verhältnismäßig weniger Arten als in Gruppe 2 haben eurasische Verbreitung.

Tabelle 3

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Acutipula																
luna		s	x			x	x	x	x	x	S	x				
Ctenophora																
flaveolata			x			x	x	x	x	x	S	x				
guttata					x	x	x	x	x		M	x				
Dendrotipula																
flavolineata ...			x			x	x	x	O	x	M			x		
Lunatipula																
helvola			x		s1	s2	x	x	x	x		x	x			
livida		s1	x	s2	s2	x	x	x	x	x	S	x		s3		
lunata	s	s	x			x	x	x	x	x	x	x				x
vernalis			x		x	x	x	x	x	x	x	x				
Nephrotoma																
analis	s		x			●	x	x	x	x	S	x	x	x		d
crocata	s	s	x		x	x	x	x	x	x	S	x				x
croceiventris ..		s	x			●	x	x	x		S	x	x	x		
pratensis		s	x			x	x	x	x		S	x		x		
quadrifaria ...			x			x	x	x	x	x	S	x		x		
scalaris		(x)			x	x	x	x	x		S	x	x	x	x	d/s
Platytipula																
luteipennis			x	x	x	x	x	x	O	x	x	x				x
Savtshenkia																
obsoleta			x			x	x	x	x	x	M	x	x	x		
Tanyptera																
atrata			x			x	x	x	x	x	x	x				d
Tipula																
subcunctans ..				x	x	●	x	x	x	x	x	x		x		x

Tabelle 3 (Fortsetzung)

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Vestiplex																
scripta		s	x			x	x	x	x	x	x	x				x
Yamatotipula																
lateralis	s1	s1	x			x	x	x	x	x	x	x	x/s2	s2	s2	
marginella					x	●	x	●	●	x	M					
montium	s1	s1	x	s2	s2	s2	s2	x	●	x	M	x		x		

Die 12 Arten von Tabelle 4 haben eine ähnliche Verbreitung wie die von Tabelle 3, reichen aber im iberischen Gebiet weiter nach Süden, und verhältnismäßig mehr Arten reichen bis in die Türkei und nach Transkaukasien sowie nach Korsika und Sardinien. Wie bei den Arten von Tabelle 3 kennen wir auch bei mehreren Arten von Tabelle 4 eigene Unterarten in Teilen ihres Verbreitungsgebietes. Nur drei Arten dieser Gruppe sind eurasisch.

Die Unterschiede in der Verbreitung zwischen den Arten der Tabellen 2, 3 und 4 haben wahrscheinlich mehrere Ursachen. Einerseits sind unter diesen Arten wohl solche mit größerer und solche mit kleinerer Ausbreitungsgeschwindigkeit, Arten, die sich leichter im mediterranen Gebiet, und Arten, die sich leichter in den kühleren Gebieten Nordeuropas ausbreiten, andererseits sind unter ihnen Arten, die schon länger in Europa heimisch sind (z. B. Arten mit rein europäischer Verbreitung und Arten mit Unterarten in Teilen ihres Verbreitungsgebietes), neben Species, die wohl noch nicht so lange in Europa sind (z. B. Arten mit eurasischer Verbreitung und zu ostasiatischen Verwandtschaftsgruppen gehörend). Das Verbreitungsbild aller dieser Species ist aber in groben Umrissen gleich: Balkanhalbinsel und Tiefebenen von Mittel- und Westeuropa. Von dort nach Italien, nach dem iberischen Gebiet, nach Südosten und nach Norden zeigen sie das Einwanderer-Modell (Darlington, 1964). Je weiter man in diese Gebiete kommt, desto mehr Arten fallen aus. Dieses Einwanderer-Modell zeigt sich, ob nun Subspecies, Schwesterarten und zu erwartende Arten miteinbezogen werden oder nicht. Wenn nur die mit x angegebenen Arten berücksichtigt werden, gibt es für die drei Tabellen zusammen:

Tabelle 4

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Acutipula																
fulvipennis . . .		s/x	x	x	x	x	x	x	x	x	M	x	x	s2		x
maxima		x	x			x	x	x	x	x	S	x	x	s	s	
Ctenophora																
elegans		N	x			●	●	x	x							
pectinicornis . .		N	x		x	x	x	x	O	x	S					
ornata		x	x			x	x	x	x	x		x	x			
Dictenidia																
bimaculata . . .		N	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x		x
Lunatipula																
fascipennis . . .		N	x		s	s	s	x	x	x	M	x		x		
peliostigma . . .		x	x	s	s	x	x	x	x	x	S	x	x	x		
Nephrotoma																
cornicina		x	x	s	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x
Pterelachisus																
submarmorata		N	x		x	x	x	x	O	x	x	x				
Tipula																
oleracea	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	S	x	x			
Yamatotipula																
caesia		N	x			x	x	x	x			x	x	x		

a) Norditalien 51 Arten, Italien 26 Arten, Korsika 13 Arten, Sardinien 4 Arten;

b) Nordiberien 42 Arten, Mitteliberien 12 Arten, Südiberien 6 Arten, Nordafrika 1 Art;

c) Ukraine 50 Arten, Rußland nördlich des Kaukasus 26 Arten, Transkaukasien 12 Arten, Iran 1 Art;

d) Südschweden 52 Arten, Mittelschweden 35 Arten, Nordschweden 22 Arten.

Diese Verbreitung weist darauf hin, daß die Arten von Modell 2 sich von der Balkanhalbinsel und von Mittel- und Westeuropa nach Italien, Iberien, Skandinavien und nach Südosten ausgebreitet haben. Viele haben die Würmeiszeit wohl im Balkanrefugium verbracht und sich erst nacheiszeitlich über Europa ausgebreitet. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß mehrere Arten, vor allem solche mit heutiger Verbreitung bis in die Tundren von Nordschweden, sich nicht nur im Balkanrefugium, sondern auch an geeigneten Stellen in den europäischen Tundren und der Taiga erhalten haben, z. B. im Süden von Frankreich.

Von allen nicht disjunkten eurasischen Arten von Modell 2 kennt man eigene Unterarten im iberischen Gebiet oder auf Korsika und Sardinien, oder diese Species kommen unverändert auch auf Korsika und Sardinien vor. Das bedeutet wohl, daß sie schon vor der Würmeiszeit in Europa waren. Es gibt drei Ausnahmen: *Nigrotipula nigra*, *Nephrotoma scurra* und *Tipula (Yamatotipula) pierrei*. Für diese Arten ist damit nicht auszuschließen, wenn auch

Tabelle 5

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Platytipula																
autumnalis . . .												x				
melanoceros . .			x							x	x					d
Prionocera																
pubescens										x	x					x
subserricornis .										x	x					x
tjederi								x			x					x
turcica										x	x					x
Pterelachisus																
pauli								x			M					
winthemi								x								d
Savtshenkia																
pagana										x	M					
Yamatotipula																
coerulescens . .										x	M					d/s

unwahrscheinlich, daß sie erst nacheiszeitlich aus Sibirien nach Europa gekommen sind. Die rein europäischen Arten und die Arten mit disjunkter Verbreitung in Europa und Zentralasien waren sicher schon vor dem Würm-Glazial in Europa heimisch.

Typ 3: europäische Tiefebenen und Nordeuropa (Tabelle 5)

Die 10 Arten dieser Gruppe kommen bis in den Norden von Schweden, Finnland und/oder Rußland vor. Fast alle sind in den Tiefebenen selten, nur *Tipula (Platytipula) melanoceros* und *Tipula (Savtshenkia) pagana* sind dort an geeigneten Stellen häufiger. Die meisten sind auch in Nordeuropa selten. Einige (*Prionocera tjederi*, *Tipula (Pterelachisus) pauli* und *winthemi*) sind im Südosten noch von der Tschechoslowakei bekannt, eine (*Tipula (Platytipula) melanoceros*) im Südwesten noch von den Pyrenäen. Die anderen Arten reichen nicht so weit nach Süden. In den Tiefebenen finden sich diese Arten in Hoch- und Tiefmooren oder in moorigen Wäldern. Hinsichtlich ihrer Biologie und der heutigen Verbreitung sind die Arten des Verbreitungstyps 3 wohl Relikte aus der Würmeiszeit, die sich an einigen oder mehreren geeigneten Stellen in den europäischen Tiefebenen bis heute haben halten können. Einige von ihnen zählt man wahrscheinlich besser zu den borealen und alpinen Arten.

Von den 84 Arten der europäischen Tiefebenen sind insgesamt 78 in den Modellen 1, 2 oder 3 unterzubringen. Es bleiben 6 Arten mit abweichendem Verbreitungsbild (Tabelle 6):

Tipula (Acutipula) vittata ist bekannt von Mittel- und Westeuropa, vom iberischen Gebiet, wo sie südlich bis in die zentralen Gebirge vorkommt, von Italien und vom Westen der Balkanhalbinsel. Die Schwesterart *tenuicornis* ist osteuropäisch und kommt nur im Osten von Mitteleuropa, auf der Balkanhalbinsel und in der Ukraine vor. Im Westen der Balkanhalbinsel und im Osten von Mitteleuropa kommen also beide Arten vor. Im Alpengebiet ist *vittata* unbekannt, *tenuicornis* kennt man nur von einigen Stellen in den österreichischen Alpen. Die heutige Verbreitung läßt vermuten, daß *vittata* sich vom iberischen Gebiet nach West- und Mitteleuropa und vom italienischen Gebiet bis in den Westen der Balkanhalbinsel ausgebreitet hat. Sie war damit in der Würmeiszeit sowohl im iberischen als auch im italienischen Gebiet heimisch. Die osteuropäische *tenuicornis* lebte im Würm wohl auf der Balkanhalbinsel und hat sich nacheiszeitlich nach Norden ausgebreitet, wo sie jetzt bis Kurland vorkommt.

Von *Nephrotoma appendiculata* kommt die Unterart *pertenua* sowohl im iberischen als auch im italienischen Gebiet vor, die Nominatunterart bewohnt die Balkanhalbinsel und Mittel- und Westeuropa. Letztgenannte Subspecies hat eine Verbreitung wie die Arten von Modell 2 (Tabelle 2), kommt aber auch auf Sardinien vor, was darauf schließen läßt, daß sie auch einmal in Italien heimisch war. Auf Korsika kommt die Unterart *pertenua* vor.

Tabelle 6

	Nordafrika	Iberien	Nordiberien	Sardinien	Korsika	Italien	Norditalien	Nordbalkan	Balkan	England	Schweden	Ukraine	Türkei	Transkaukasien	Iran	Asien
Acutipula																
(*tenuicornis*) . .								x	x			x				
vittata		N	x			x	x	x	W		S					
Nephrotoma																
appendiculata .	s	s	s	x	s	s	s	x	x	x	S	x	x	x		
flavipalpis	x	x	x	x	x	x	x	x	W	x	S					
guestfalica	s1	x	x	s2	x	x	x	x	W	x	S		x			
submaculosa . .	x	x	x	x	x	x	x	x		x	S					
Savtshenkia																
rufina	s/x	x	x	x	●	x	x	x	x	x	S		x	x	x	

Nephrotoma submaculosa hat eine ähnliche Verbreitung wie *pertenua*, kommt aber auch in West- und Mitteleuropa bis in den Norden der Balkanhalbinsel vor. Das Vorkommen auf Korsika und Sardinien läßt den Schluß zu, daß sie schon im Würm in Italien heimisch war, das Vorkommen in Nordafrika, daß sie im Würm auch in Iberien lebte. Europa hat sie wahrscheinlich von Iberien aus besiedelt; sie hat dort eine ähnliche Verbreitung wie die iberische *N. flavescens*.

Nephrotoma flavipalpis hat eine ähnliche Verbreitung wie *Tipula (Acutipula) vittata*, ist auch von einigen Orten an der adriatischen Küste der Balkanhalbinsel bekannt und reicht in West- und Mitteleuropa im Osten fast nur bis zum Rhein. Sie war im Würm wohl im iberischen und im italienischen Gebiet heimisch und hat sich nacheiszeitlich vom iberischen Gebiet aus nordwärts in Westeuropa, von Italien ostwärts bis in den Westen der Balkanhalbinsel ausgebreitet.

Von *Nephrotoma guestfalica* kennen wir, im Gegensatz zu den Arten von Tabelle 4, eine eigene Unterart in Nordafrika (*surcoufi* Pierre), was darauf hinweist, daß sie wahrscheinlich schon im Würm im iberischen Gebiet heimisch war. Sie kommt auch auf Korsika vor, und eine sehr ähnliche Unterart bewohnt Sardinien (*hartigiana* Oosterbroek), was bedeuten könnte, daß sie im Würm auch schon in Italien heimisch war. Sie ist nur vom Westen der Balkanhalbinsel bekannt, reicht dort aber südwärts bis Südgriechenland und kommt überdies noch an der Westküste der asiatischen Türkei vor. Die heutige Verbreitung läßt vermuten, daß *guestfalica* im Würm in ganz Südeuropa heimisch war und sich nacheiszeitlich von Iberien und von der Balkanhalbinsel nach West- und Mitteleuropa ausgebreitet hat.

Von *Tipula (Savtshenkia) rufina* kennt man eine primitivere Unterart auf Madeira (*maderensis* Lackschewitz), woraus hervorgeht, daß sie schon früh im iberischen Gebiet heimisch war. Das Vorkommen auf Sardinien läßt vermuten, daß sie vor der Würmeiszeit auch schon in Italien lebte. Das Vorkommen auf der Balkanhalbinsel, in der asiatischen Türkei, in Transkaukasien und im Iran macht es wahrscheinlich, daß sie auch dort schon im Würm vorkam. Innerhalb der Untergattung *Savtshenkia* steht *rufina* ziemlich isoliert, und man kann deshalb annehmen, daß sie wahrscheinlich schon ziemlich alt ist. Vor dem Würm hatte sie wohl eine Verbreitung in ganz Südeuropa, wie es auch für *guestfalica* wahrscheinlich ist. Nacheiszeitlich hat sie sich dann vom iberischen Gebiet und von der Balkanhalbinsel nach West- und Mitteleuropa ausgebreitet.

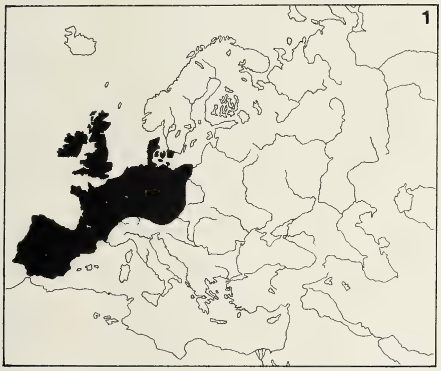
In groben Umrissen zeigen die Arten der europäischen Tiefebenen also in Europa 5 Arealtypen:

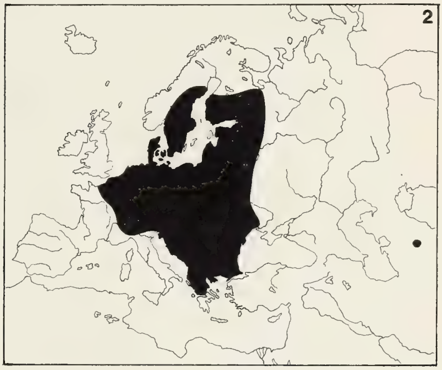
1. iberische Halbinsel und hauptsächlich Westeuropa (Tabelle 1: 9 Arten);
2. Balkanhalbinsel und Mittel- und Westeuropa (Tabelle 2, 3, 4 und *Nephrotoma appendiculata appendiculata*: 60 Arten);
3. Mittel-, West- und Nordeuropa (Tabelle 5: 10 Arten);
4. Iberische und Apenninische Halbinsel und hauptsächlich Westeuropa (3 Arten: *Tipula (Acutipula) vittata*, *Nephrotoma submaculosa* und *flavipalpis*);
5. Südeuropa und Mittel- und Westeuropa (2 Arten: *Nephrotoma guestfalica*, *Tipula (Savtshenkia) rufina*).

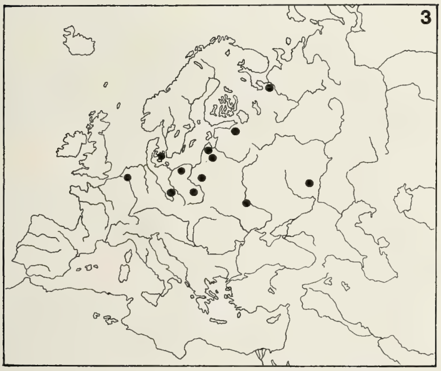
Diese 5 Arealtypen sind in den Verbreitungskarten 1—5 bildlich dargestellt.

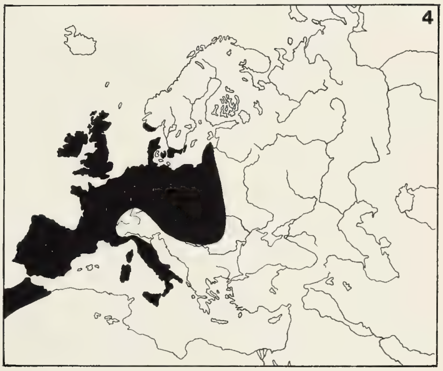
Refugien in der Würmeiszeit

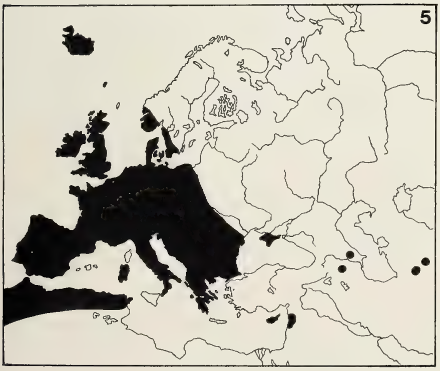
Nach De Lattin (1967) ist die europäische Insektenwelt größtenteils entweder von holomediterraner oder von sibirischer Herkunft. Die Insekten holomediterraner Herkunft haben die Würmeiszeit in den drei südlichen Refugien (Iberien, Italien, Balkanhalbinsel) verbracht und sind nacheiszeitlich von dort nach Mittel-, West- und Nordeuropa gekommen, einige nur ganz wenig weit, bis Südfrankreich und zum Norden der Balkanhalbinsel (stationärer Typ), andere bis weit nach Norden (expansiver Typ). Manche von ihnen haben sich einseitig nach Nordwesten ausgebreitet, andere einseitig nach Nordosten. Alle kommen aber in allen drei südlichen Refugien vor. Die Insekten sibirischer Herkunft haben die Würmeiszeit irgendwo in Sibirien verbracht und sind nacheiszeitlich von dort nach Europa gekommen, die mehr wärmeliebenden finden sich jetzt hauptsächlich in den südlicheren Teilen Europas, die anderen in Mittel-, West- und Nordeuropa. Sie haben alle eine geschlossene eurasische Verbreitung.











Karte 1: Arealtyp 1, Verbreitung von *Tipula (Lunatipula) cava* Riedel.

Karte 2: Arealtyp 2, Verbreitung von *Tipula (Lunatipula) laetabilis* Zetterstedt.

Karte 3: Arealtyp 3, Verbreitung von *Tipula (Platytipula) autumnalis* Loew.

Karte 4: Arealtyp 4, Verbreitung von *Nephrotoma submaculosa* Edwards.

Karte 5: Arealtyp 5, Verbreitung von *Tipula (Savtshenkia) rufina* Meigen.

Unter den Tipuliden ist eine holomediterrane Verbreitung sehr selten. Von den etwa 250 rein mediterranen Arten haben nur drei *Lunatipula*-Arten eine derartige Verbreitung: *bimacula* Theowald, *brunneinervis* Pierre und *engeli* Theowald. Sie haben alle ihre Verwandten im ostmediterranen Gebiet und sind wahrscheinlich erst nacheiszeitlich im warmen Atlantikum (7500—5000 v.h.) von der Balkanhalbinsel nach Iberien gekommen (Theowald & Oosterbroek, 1981). Unter den Arten der europäischen Tiefebenen gibt es nur zwei (*N. guestfalica* und *T. (S.) rufina*), die wahrscheinlich holomediterraner Herkunft sind. Auch Arten sibirischer Herkunft sind unter den Tipuliden der europäischen Tiefebenen selten. Die meisten dieser Tipuliden sind rein europäisch, oder haben eine disjunkte Verbreitung in Europa und Zentralasien. Nur 15 der 84 Species haben eine mehr oder weniger deutlich geschlossene eurasische Verbreitung. Unter diesen sind 12, zu denen es entweder eine nächstverwandte Schwesterart in Iberien gibt, oder die auf Korsika und/oder Sardinien vorkommt, oder von denen in den europäischen Tiefebenen Reliktpopulationen existieren (*Prionocera*-Arten), und die deshalb vermutlich schon im Würm in Europa heimisch waren (Theowald & Oosterbroek, 1981, 1983). Es bleiben nur drei Arten: *Nigrotipula nigra*, *Nephrotoma scurra* und *Tipula (Yamatotipula) pierrei*, die vielleicht erst nacheiszeitlich von Sibirien nach Europa gekommen sind.

Unter den Tipuliden von West- und Mitteleuropa ist deshalb holomediterrane oder sibirische Herkunft eine Ausnahme. Insgesamt 6 % (5 der 84 Arten) gehören vielleicht zu dieser Gruppe, während De Lattin (1967) z. B. für die mitteleuropäischen Tagfalter (Pfalz) auf mehr als 75 % kommt.

Italien hat wahrscheinlich als Refugium für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen gar keine Rolle gespielt. Es sind keine Arten bekannt, die nur in Italien und in den europäischen Tiefebenen vorkommen. Fast alle Arten mit Verbreitung in Italien und den europäischen Tiefebenen kommen auch bis in den Süden der Balkanhalbinsel vor. Italien ist im Norden durch die Alpen für Tipuliden wohl vollständig vom übrigen Europa abgeschirmt. Nur nach Osten ist ein Austausch mit der ungarischen Tiefebene und mit der Balkanhalbinsel möglich. Nur drei Arten mit Verbreitung in Italien und den europäischen Tiefebenen sind nicht oder kaum von der Balkanhalbinsel bekannt. Sie kommen aber auch in Iberien vor und sind ihrer heutigen Verbreitung nach zu schließen wohl von Iberien nach Europa gekommen (*N. flavipalpis*, *submaculosa*, *T. (A.) vittata*).

Auch Iberien hat als Refugium für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen nur eine unbedeutende Rolle gespielt. Insgesamt 12 der 84 Arten der europäischen Tiefebenen (14 %) sind nacheiszeitlich von Iberien nach West- und Mitteleuropa gekommen. Von den 57 Arten, die sicher schon vor der Würmeiszeit auf der Balkanhalbinsel heimisch waren, kennt man zu 11 je ein sehr ähnliches Schwestertaxon in Iberien, sie waren also wohl vor dem Würm auch in Iberien heimisch. Nacheiszeitlich sind von diesen 57 Arten 42 bis in den Norden von Iberien gekommen (Pyrenäen und Kantabrisches Gebirge), von diesen 42 sind 12 wenigstens bis in die zentralen Gebirge Iberiens verbreitet. Es ist anzunehmen, daß auch vor dem Würm viele Arten der Balkanhalbinsel bis in den Norden von Iberien gelangt sind, daß es aber auch damals wenigen (11) gelungen ist, sich in Iberien weiter nach Süden auszubreiten. Es ist auffallend, daß keine dieser 11 Schwestertaxa von Arten der Balkanhalbinsel sich nacheiszeitlich nach West- und Mitteleuropa ausgebreitet hat. In allen Fällen kommt dort nur das Taxon der Balkanhalbinsel vor. Von den 12 Arten, die wohl von Iberien nach den europäischen Tiefebenen gekommen sind, kennt man kein Schwestertaxon auf der Balkanhalbinsel. Ihre nächsten Verwandten sind entweder schwer erkennbar (z. B. *D. albipes*, *T. (T.) paludosa*), iberisch (z. B. *T. (L.) cava*), mediterran (z. B. *T. (S.) confusa*), oder in den montanen und alpinen Gebieten Europas heimisch (z. B. *T. (S). signata*, *staegeri*). Die unbedeutende Rolle Iberiens als Refugium für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen ist wohl verständlich, wenn man sich vor Augen hält, daß es mit 115 Arten, von denen 55 erst nacheiszeitlich eingewandert sind (Theowald & Oosterbroek, 1981), eine arme Tipulidenfauna hat im Vergleich zur Balkanhalbinsel mit etwa 200 Arten, von denen die meisten schon vor der Würmeiszeit dort heimisch waren.

Als Refugium für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen war nur die Balkanhalbinsel wichtig. Von den mittel- und westeuropäischen Arten sind nicht weniger als 70 % nacheiszeitlich von der Balkanhalbinsel nach Mittel- und Westeuropa gekommen.

Praeglaziale Herkunft

Die in den Tabellen verzeichneten 84 Tipuliden-Species der europäischen Tiefebenen gehören zu 19 der 25 westpalaearktischen Gattungen und Untergattungen und zu 59 Artengruppen. Von diesen 84 Arten haben 45 jeweils keine Verwandten in diesen Tiefebenen. 9 Gruppen sind mit je zwei verwandten Arten vertreten. Eine Gruppe mit drei verwandten Arten in den Tiefebenen ist die *Tipula (Pterelachisus) varipennis*-Gruppe (*pseudovariipennis*, *submarmorata*, *varipennis*). Gruppen mit vier verwandten Arten sind die *Nephrotoma dorsalis*-Gruppe (*dorsalis*, *lunulicornis*, *quadristriata*, *scurra*), die *Nephrotoma crocata*-Gruppe (*crocata*, *croceiventris*, *pratensis*, *scalaris*) und die *Ctenophora pectinicornis*-Gruppe (*elegans*, *flaveolata*, *guttata*, *pectinicornis*). Die *Tipula (Yamatotipula) lateralis*-Gruppe (*coerulescens*, *couckei*, *lateralis*, *montium*, *pierrei*, *submontium*) zählt sechs Arten in den europäischen Tiefebenen.

Keine einzige der 59 Artengruppen, zu denen die 84 Arten gehören, ist in ihrer Verbreitung auf die europäischen Tiefebenen beschränkt. In jeder dieser

Artengruppen finden sich auch ostpalaearktische, mediterrane, alpine, boreale und/oder sogar afrikanische Arten. In den meisten Artengruppen sind diese Species sogar in der Mehrheit. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen sind deshalb keine monophyletische Gruppe, sondern gehören zu mehr als 59 Verwandtschaftsgruppen, also etwa der Hälfte der als monophyletisch erkannten Einheiten der palaearktischen Tipuliden. Es ist damit unmöglich, eine phylogenetische Analyse für die Darstellung der historischen Entwicklung der Tipulidenfauna der europäischen Tiefebenen heranzuziehen, ein Verfahren, das beispielsweise von Oosterbroek (1980) auf die westpalaearktischen *Nephrotoma*-Arten und von Theowald & Mannheims (1962) auf die boreoalpine *Tipula (Vestiplex) excisa*-Gruppe angewandt wurde und das sich auch für viele Artengruppen und Untergattungen des mediterranen und des boreoalpinen Bereichs eignet.

Fast alle 59 Artengruppen, zu denen die Tipuliden der europäischen Tiefebenen gehören, sind palaearktisch, einige sind holarktisch, nur zwei kommen auch im afrotropischen Gebiet vor: die *Tipula (Savtshenkia) pagana*-Gruppe und die *Tipula (Tipula) paludosa*-Gruppe. Die 19 Gattungen und Untergattungen, zu denen sie gehören, haben alle zumindest eurasische Verbreitung; sind sie nur europäisch, dann sind sie nächstverwandt mit einer Gattung oder Untergattung mit eurasischer Verbreitung.

Für *Nephrotoma* stellten Oosterbroek, Schuckard & Theowald (1976) und Oosterbroek (1980) fest, daß diese Gattung sich im Frühtertiär in Ostasien differenzierte und sich von dort mit den damals jungen sommergrünen Laubwäldern über die Erde ausbreitete. Die Weltverbreitung der Ctenophorinae (*Ctenophora*, *Dictenidia*, *Pselliophora*, *Tanyptera*) ist der von *Nephrotoma* sehr ähnlich (Boersma, 1977). Die Larven leben im Mulm von Laubbäumen, und die Ctenophorinae sind damit obligat an Laubwälder gebunden. Aufgrund von Übereinstimmung in der Verbreitung mit *Nephrotoma* und aufgrund ihrer Biologie ist anzunehmen, daß auch die Ctenophorinae sich im Frühtertiär in Ostasien differenzierten und sich mit den sommergrünen Laubwäldern über das holarktische Gebiet ausgebreitet haben. Alle Untergattungen von *Tipula* kommen in Ostasien vor oder haben dort eine nächstverwandte Untergattung. Von dort strahlen sie mehr oder weniger weit in das nearktische, orientalische und/oder westpalaearktische Gebiet aus. Nur die Untergattungen *Eumicrotipula*, *Microtipula* und *Pectinotipula* sind rein neotropisch. Es gibt aber mehrere Hinweise dafür, daß sie wahrscheinlich zu Unrecht als Untergattungen von *Tipula* geführt werden. Viele *Tipula*-Arten, vor allem der älteren Untergattungen, sind Waldbewohner und in den holarktischen sommergrünen Laubwäldern heimisch. Aufgrund der Verbreitung und des Biotops ihrer Arten ist es wahrscheinlich, daß auch viele Untergattungen von *Tipula* sich in Ostasien differenziert und von dort mit den sommergrünen Laubwäldern ausgebreitet haben. In der zweiten Hälfte des Tertiärs, im Miozän, wurden die artenreichen sommergrünen Laubwälder auch in Europa heimisch und mit ihnen wohl auch eine mehr oder weniger artenreiche Insekten-, in diesem Falle Tipulidenfauna.

Heute gibt es in der holarktischen Region drei Gebiete mit sommergrünen Laubwäldern: Europa, Ostasien und östliches Nordamerika. In den beiden letztgenannten Gebieten hat sich der ursprüngliche artenreiche spättertiäre Wald ziemlich gut erhalten können. In Europa findet sich jedoch heute nur noch ein artenarmer Rest dieses ursprünglichen Waldes (Walter, 1968; Van der Hammen, Wijmstra & Zagwijn, 1971). ,,Diese Artenarmut ist eine Folge der Eiszeiten im Pleistozän. Ein Ausweichen nach Süden wurde der Waldvegetation durch die Alpengletscher und das Mittelmeer erschwert. Die meisten Laubholzarten des auch in Europa artenreichen pliozänen Waldes starben aus oder kamen in der Postglazialzeit nicht zurück'' (Walter, 1968). Wahrscheinlich ist Ähnliches mit der ursprünglichen Tipulidenfauna dieser Laubwälder geschehen. Sicher ist, daß im Vergleich zur mediterranen und zur alpinen und borealen Tipulidenfauna die der europäischen Tiefebenen, also des Gebietes der sommergrünen Laubwälder, sehr artenarm ist: nur 84 Arten gegenüber etwa 250—300 mediterranen und 150—200 borealen und alpinen Arten. Die obligat an Laubwald gebundenen Ctenophorinae zählen in Ostasien 42 Arten gegenüber nur 13 in Europa. Die gleichfalls hauptsächlich an Wälder gebundene *Nephrotoma dorsalis*-Gruppe zählt in Europa nur 7 Taxa gegenüber 26 in Ostasien und 20 in Nordamerika.

Seit dem Pliozän waren Europa und Mittel- und Ostasien mehrmals für längere Zeit voneinander isoliert durch das meist stark vergrößerte Kaspische Meer und einen Eisstausee in Westsibirien zwischen Ural und Jenissei (Lindroth, 1960; De Lattin, 1967; Adams, 1981). Deshalb konnte die immer weiter verarmende europäische Laubwaldflora und -fauna vom Osten aus kaum oder nicht bereichert werden. Dies war aber wohl die Voraussetzung für die Entwicklung einer fast rein europäischen Tipulidenfauna. Unter den Arten der europäischen Tiefebenen sind heute 60 % rein europäisch und haben 22 % eine disjunkte Verbreitung in Europa und Mittel- und Ostasien. Nur 18 % haben eine mehr oder weniger deutlich geschlossene eurasische Verbreitung. Für die mediterranen und die borealen und alpinen Arten gilt das noch mehr: unter ihnen sind etwa 80 % der Arten rein europäisch.

Im Pleistozän entwickelten sich in Europa wohl die meisten Artengruppen, die jetzt an mehr offenes Gelände angepaßt sind. Oosterbroek (1980) rechnet hierzu die *Nephrotoma flavescens*-Gruppe mit etwa 13 westpalaearktischen Arten, von ihnen 5 in den europäischen Tiefebenen, und die *Nephrotoma crocata*-Gruppe, die dort 6 Arten zählt. Aus diesen Zeiten stammen auch sicher die einander nahverwandten Arten der Untergattung *Tipula*, 3 davon in den Tiefebenen, und die Arten der *Tipula (Yamatotipula) lateralis*-Gruppe mit 6 Arten in West- und Mitteleuropa. Auch die an offenes Gelände angepaßte mediterane Untergattung *Lunatipula* hat sich sicher erst im Pleistozän in Europa in viele Arten differenziert.

In den letzten 2 Millionen Jahren, im Pleistozän, hat die Vegetation in West- und Mitteleuropa sich 30 bis 40mal geändert, von Laubwald in Nadelwald oder von Nadelwald in Tundra und umgekehrt, und der Laubwald hat sich etwa 15mal bis weit nach dem Süden zurückziehen müssen (Van der Hammen, Wijmstra & Zagwijn, 1971). In diesen Zeiten haben sich von den Tipuliden der Laubwälder wohl nur die am meisten euryöken durchsetzen können. Auch die Umwelt der mediterranen und der alpinen und borealen Tipuliden hat sich immer wieder verändert, wenn auch offensichtlich weniger als jene der Tipuliden der europäischen Tiefebenen. Letztere mußten auswandern und fanden sich auf dem Höhepunkt der Kaltzeiten in einer großen Zahl ganz kleiner Einzelrefugien im Mittelmeergebiet (Van der Hammen, Wijmstra & Zagwijn, 1971; Frenzel, 1968). Für die mediterranen, alpinen und borealen Tipuliden wurde aber hauptsächlich nur das Verbreitungsgebiet größer oder kleiner. Wahrscheinlich haben sich auch unter ihnen in diesen Zeiten einige mehr euryöke Arten differenziert. Wir finden nämlich unter den Tipuliden der europäischen Tiefebenen einige *Lunatipula*-Arten (z. B. *cava*, *fascipennis*, *helvola*, *peliostigma*) mit Verwandten nur im mediterranen Gebiet und einige *Pterelachisus*-Arten (z. B. *irrorata*, *pabulina*, *truncorum*) mit Verwandten nur in den borealen und alpinen Gebieten Europas.

Im Gegensatz zu den ziemlich einheitlichen mediterranen, borealen und alpinen Tipulidenfaunen mit verhältnismäßig wenigen Gattungen, Untergattungen und Artengruppen, jeweils aber mit vielen Arten, findet sich in den europäischen Tiefebenen eine sehr heterogene Tipulidenfauna mit vielen Gattungen, Untergattungen und Artengruppen, die meist nur wenige Arten enthalten. Sie ist wohl zusammengesetzt aus den Resten einer ehemals reichen Laubwaldfauna (z. B. Ctenophorinae, *Dendrotipula*, *Nephrotoma dorsalis*- und *analis*-Gruppe), ergänzt mit jüngeren Arten des offenen Geländes (z. B. Untergattung *Tipula*, *Yamatotipula lateralis*-Gruppe, *Nephrotoma crocata*- und *flavescens*-Gruppe), mit Resten einer Tundrafauna in den Moorgebieten (*Prionocera* und andere Arten von Tabelle 6), mit einigen mehr euryöken *Lunatipula*-Arten aus dem mediterranen Raum und einigen euryöken *Pterelachisus*-Arten aus den alpinen und borealen Gebieten.

Tabelle 7: Artenliste. (Die mit * gekennzeichneten Arten sind in den Tabellen 1—6 nicht aufgeführt, sie sind aber im Text erwähnt.)

Dolichopezinae

Dolichopeza (*Dolichopeza*) *albipes* (Ström, 1768)

Tipulinae

Prionocera pubescens Loew, 1844
    subserricornis (Zetterstedt, 1851)
    tjederi Mannheims, 1952
    turcica (Fabricius, 1787)

Tipula (Platytipula) autumnalis Loew, 1864
  luteipennis Meigen, 1830
  melanoceros Schummel, 1833
(Schummelia) variicornis Schummel, 1833
  yerburyi Edwards, 1924
(Savtshenkia) alpium Bergroth, 1888
  confusa Van der Wulp, 1884
  obsoleta Meigen, 1818
  pagana Meigen, 1818
  rufina maderensis Lackschewitz, 1936 *
  rufina rufina Meigen, 1818
  signata Staeger, 1840
  staegeri Nielsen, 1922
  subnodicornis Zetterstedt, 1837 *
  subvafra Lackschewitz, 1936
(Yamatotipula) caesia Schummel, 1833
  coerulescens Lackschewitz, 1923
  couckei Tonnoir, 1921
  lateralis Meigen, 1818
  marginella Theowald, 1980
  montium Egger, 1863
  pierrei Tonnoir, 1921
  pruinosa Wiedemann, 1817
  quadrivittata Staeger, 1840 *
  submontium Theowald & Oosterbroek, 1981
(Acutipula) fulvipennis De Geer, 1776
  luna Westhoff, 1879
  maxima Poda, 1761
  tenuicornis Schummel, 1833 *
  vittata Meigen, 1804
(Tipula) oleracea Linnaeus, 1758
  paludosa Meigen, 1830
  subcunctans Alexander, 1921
(Beringotipula) unca Wiedemann, 1817
(Pterelachisus) irrorata Macquart, 1826
  pabulina Meigen, 1818
  pauli Mannheims, 1964
  pseudoirrorata Goetghebuer, 1921 *
  pseudovariipennis Czizek, 1912
  submarmorata Schummel, 1833
  truncorum Meigen, 1830
  varipennis Meigen, 1818
  winthemi Lackschewitz, 1932
(Vestiplex) excisa Schummel, 1833 *
  hortorum Linnaeus, 1758
  nubeculosa Meigen, 1804
  scripta Meigen, 1830
(Lunatipula) bimacula Theowald, 1980 *
  brunneinervis Pierre, 1921 *
  cava Riedel, 1913
  engeli Theowald, 1957 *

fascipennis Meigen, 1818
helvola Loew, 1873
laetabilis Zetterstedt, 1838
livida Van der Wulp, 1858
longidens Strobl, 1909 *
lunata Linnaeus, 1758
mellea Schummel, 1833 *
peliostigma Schummel, 1833
pustulata Pierre, 1920 *
selene Meigen, 1830
selenitica Meigen, 1818*
vernalis Meigen, 1804

(Odonatisca) nodicornis Meigen, 1818

(Dendrotipula) flavolineata Meigen, 1804

Nigrotipula nigra (Linnaeus, 1758)

Nephrotoma aculeata (Loew, 1871)
analis (Schummel, 1833)
appendiculata appendiculata (Pierre, 1919)
appendiculata pertenua Oosterbroek, 1978 *
cornicina (Linnaeus, 1758)
crocata (Linnaeus, 1758)
croceiventris (Strobl, 1909)
dorsalis (Fabricius, 1781)
flavescens (Linnaeus, 1758)
flavipalpis (Meigen, 1830)
guestfalica guestfalica (Westhoff, 1880)
guestfalica hartigiana Oosterbroek, 1982 *
lamellata (Riedel, 1910) *
lunulicornis (Schummel, 1833)
pratensis (Linnaeus, 1758)
quadrifaria (Meigen, 1804)
quadristriata (Schummel, 1833)
scalaris (Meigen, 1818)
scurra (Meigen, 1818)
submaculosa Edwards, 1928

Ctenophorinae

Dictenidia bimaculata (Linnaeus, 1761)

Ctenophora elegans Meigen, 1818
festiva Meigen, 1804
flaveolata (Fabricius, 1794)
guttata Meigen, 1818
ornata Meigen, 1818
pectinicornis (Linnaeus, 1758)

Tanyptera atrata (Linnaeus, 1758)
nigricornis (Meigen, 1818)

Zusammenfassung

Die Verbreitung der 84 Tipuliden-Arten, die in den europäischen Tiefebenen vorkommen, wird beschrieben und analysiert. Folgende Schlüsse werden gezogen:

Europa wurde nach der letzten Eiszeit überwiegend von der Balkanhalbinsel aus besiedelt (71 % der Arten), einige wenige Arten (14 %) wanderten von der Iberischen Halbinsel zu, während einige andere (12 %) während der Kaltzeiten offenbar die europäische Tundra und Taiga bewohnt hatten.

Die Tipulidenfauna der sommergrünen Laubwälder, die im Pliozän den größten Teil der europäischen Tiefebenen bedeckten, erfuhr im Pleistozän eine beträchtliche Verarmung ihres Artenbestandes. Andererseits wurde die Tieflandfauna ergänzt durch Zuwanderung einiger euryöker Arten aus dem Mittelmeerraum und aus den Gebirgslagen sowie durch die Entwicklung an offenes Gelände angepaßter Artengruppen.

Summary

The distribution of the 84 Tipulidae occuring in the European lowlands is presented and analyzed.

It is concluded that after the latest glacial period the majority of the species (71 %) occupied Europe from the Balkan Peninsula. Only a few species (14 %) dispersed into Europe from the Iberian Peninsula, whereas a few others (12 %) apparently inhabited the European tundra and taiga during glaciation. Italy presumedly did not contribute to the postglacial fauna of the European lowlands.

Furthermore it is concluded that the Tipulidae fauna of the deciduous forest, the original vegetation of most of the European lowlands, was much richer in preglacial times than at present, and that the European lowland fauna has been somewhat enriched by eurytopic mediterranean and mountainous species and by an ecological shift from forest towards more open environments.

Literaturverzeichnis

Adams, C.G. (1981): An outline of Tertiary palaeogeography. — In: Greenwood, P.H.: The evolving earth. — British Museum (Natural History), Cambridge University Press.

Boersma, E.A. (1977): A world check-list of the Ctenophorinae. — Versl. techn. Geg. Inst. tax. Zool. Univ. Amsterdam no. 14.

Frenzel, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. — Steiner, Wiesbaden.

Hammen, T. van der, T.A. Wijmstra & W.H. Zagwijn (1971): The floral record of the late cenozoic Europe. — In: Turekian, K.K.: The late cenozoic glacial ages. — Yale University Press, New Haven & London.

Lattin, G. de (1967): Grundriß der Zoogeographie. — Fischer, Stuttgart.

Lindroth, C.H. (1960): Verbindungen und Barrieren in der zirkumpolaren Verbreitung der Insekten. — Verh. XI. int. Kongr. Ent., Wien, 1: 438—445.

Mannheims, B. (1951—1968): Tipulidae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region. — Schweizerbart, Stuttgart.

Oosterbroek, P. (1978): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 1. — Beaufortia 27: 1—137.

— (1979 a): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 2. — Beaufortia 28: 57—111.
— (1979 b): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 3. — Beaufortia 28: 157—203.
— (1979 c): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 4. — Beaufortia 29: 129—197.
— (1980): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 5. — Beaufortia 29: 311—394.
— (1982): New taxa and data of western Palaearctic *Nephrotoma*. — Ent. Ber. Amsterdam 42: 41—44.
— , R. Schuckard & Br. Theowald (1976): Die *Nephrotoma*-Verbreitung in der Welt. — Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 5: 111—123.
Savtshenko, E.N. (1961): Tipulidae: Tipulinae: *Tipula* (1. Teil). — Fauna SSSR N.S. 79. — AN SSSR, Moskau & Leningrad. (Russisch.)
— (1964): Tipulidae: Tipulinae: *Tipula* (2. Teil). — Fauna SSSR N.S. 89. — AN SSSR, Moskau & Leningrad. (Russisch.)
— (1973): Tipulidae: Tipulinae (Rest) und Flabelliferinae. — Fauna SSSR N.S. 105. — AN SSSR, Moskau & Leningrad. (Russisch.)
Theischinger, G., & Br. Theowald (1981): Katalog der Untergattung *Lunatipula*, s.l. — Versl. techn. Geg. Inst. tax. Zool. Univ. Amsterdam no. 27.
Theowald, Br. (1973—1980): Tipulidae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region. — Schweizerbart, Stuttgart.
— (1978): Tipuliden aus Iran und Afghanistan. — Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 6: 69—77.
— , C. Dufour & P. Oosterbroek (1982): The zoogeography of the western Palaearctic Tipulidae (Diptera). Part IV: the Tipulidae of Corsica and Sardinia with a note on *Dolichopeza fuscipes* Bergroth. — Mitt. schweiz. ent. Ges. 55: 317—332.
— & B. Mannheims (1962): Die Arten der *Tipula (Vestiplex) excisa*-Gruppe in der Paläarktis. — Bonn. zool. Beitr. 13: 360—402.
— & P. Oosterbroek (1980): Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden. I. Die Tipuliden von Nordafrika. — Beaufortia 30: 179—192.
— & — (1981): Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden. II. Die Tipuliden der Iberischen Halbinsel. — Beaufortia 31: 31—50.
— & — (1983): Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden. V. Die Tipuliden des italienischen Faunengebietes. (In Vorbereitung.)
Walter, H. (1968): Die Vegetation der Erde. — Fischer, Jena.

Anschrift der Verfasser: Dr. Theowald van Leeuwen und Dr. P. Oosterbroek, Afdeling Entomologie, Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Plantage Middenlaan 64, 1018 DH Amsterdam, Nederland.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt)

von

HANS ULRICH

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

In zwei vorausgegangenen Arbeiten (Ulrich 1974, 1978) wurden Skelett und Muskulatur des männlichen Genitalapparats von sechs Dolichopodiden-Arten beschrieben, die nach meinen gegenwärtigen Vorstellungen (Ulrich 1981) provisorisch fünf Unterfamilien, den Sciapodinae, Neurigoninae, Medeterinae, Rhaphiinae und Dolichopodinae, zugeordnet werden können. Der vorliegende dritte Beitrag behandelt in gleicher Weise *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt), der allgemein den Hydrophorinae zugerechnet wird. Ziel der Arbeit ist es, die Unterschiede dieser Art zum 1974 erläuterten Grundplan der Familie herauszustellen. Es genügt deshalb auch hier, die Apomorphien zu besprechen und für die Kenntnis derjenigen Merkmale, die mit dem Grundplan übereinstimmen, auf die Abbildungen und das früher Gesagte zu verweisen.

Das Material zu dieser Untersuchung verdanke ich Herrn Dr. R.-G. Sommer (Kiel). Die angewandten Methoden, Sektion der in Alkohol konservierten Objekte und Untersuchung von Mazerationspräparaten, sind die gleichen wie in den früheren Arbeiten (s. Ulrich 1971, 1974).

In der Benennung der Teile sollen die von mir bisher (1974, 1978) angewandten Termini und Abkürzungen beibehalten werden, um den Vergleich mit den vorausgegangenen Beschreibungen und Abbildungen zu erleichtern.

Die Frage nach der Homologie der ,,Telomeren'' (,,Gonostyli'' bei Ulrich 1972) muß noch offen gelassen werden. Sind sie den Distalgliedern der Haltezangen niederer Brachyceren homolog, was ich bisher annahm, so sind sie, wie diese, nach neueren Vorstellungen wieder eher als Gonostyli aufzufassen (McAlpine 1981, dort weitere Literaturhinweise), was aber nach den Befunden Dahls (1980) an Nematoceren (Derivate der Sternalregion der Larve) ebenfalls zweifelhaft erscheint (Dahl, mündlich 1982). Hat dagegen Hennig (1976) mit seiner Deutung der homologen Teile bei Empididen und Cyclorrhaphen recht, so handelt es sich um Anhänge des 9. Tergits, die als Surstyli zu bezeichnen wären.

Von der Homologie der ,,Telomeren'' hängt die Beantwortung der Frage ab, welche der bisher beobachteten Gelenkverbindungen mit der Genitalkapsel dem Grundplan der Familie am nächsten kommt. Wenn sie den Distalgliedern der Klammerorgane der niederen Brachyceren homolog sind, kann man annehmen, daß die Ausbildung eines dikondylen Gelenks (wie bei *Rhaphium* und *Neurigona*) plesiomorph ist; sind sie aber Surstyli, so ist es wahrscheinlicher, daß eine durchgehend sklerotisierte Verbindung (wie bei *Argyra*) dem primitiveren Zustand entspricht. In diesem Punkt sind meine Angaben (1974) über den Grundplan des Dolichopodiden-Hypopygiums vielleicht zu korrigieren.

Für die Abbildungen wurde die gleiche Darstellungsweise gewählt wie bisher (s. Ulrich 1974). Folgende Abkürzungen werden benutzt:

Aedi	distaler Abschnitt des Aedeagus
Aepr	proximaler Abschnitt des Aedeagus
AeV	rückwärtige Verlängerung des Aedeagus
An	Anus
C	Cercus
EjAp	Ejakulationsapodem
EPh	Endophallus
For	Foramen der Genitalkapsel
GEj	Gelenkstelle des Ejakulationsapodems
GP	Gonoporus
HBr	Hypandriumbrücke
Kap	Genitalkapsel
Ke	Seitenwand der äußeren Genitalkammer
Ki	Wand der inneren Genitalkammer
LEPh	ventrale Leiste des Endophallus
R	Rectum
Ski	Sklerit im Dach der inneren Genitalkammer
TM	,,Telomer'' (Gonostylus oder Surstylus?)
V	Vesica
1—9	Muskeln

Skelett

Außenansicht lateral: Abb. 1
Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 2—4

Die Unterscheidung zwischen Skleriten und Membranen stößt beim Hypopygium von *Thinophilus flavipalpis* manchmal auf Schwierigkeiten und ist dementsprechend unsicher, besonders im Bereich des Aedeagus und der Cerci, da es einerseits sklerotisierte Flächen gibt, die blaß, aber glänzend und mehr oder weniger steif sind, und da andererseits offenkundige Membranen dunkel pigmentiert sein können. Bei der allgemein geringen Wandstärke sind überdies auch die eindeutig sklerotisierten Flächen oft recht biegsam.

Das Hypopygium als Ganzes und der Aedeagus sind leicht nach rechts gekrümmt (Ventralansicht bei Negrobov 1978, Tafel CLXVIII, Fig. 1364). In den Abbildungen 2 und 3 folgt die Schnittebene der Krümmung. Die Genitalkapsel ist rechts höher als links, ihre Ventralfläche steht daher leicht schräg.

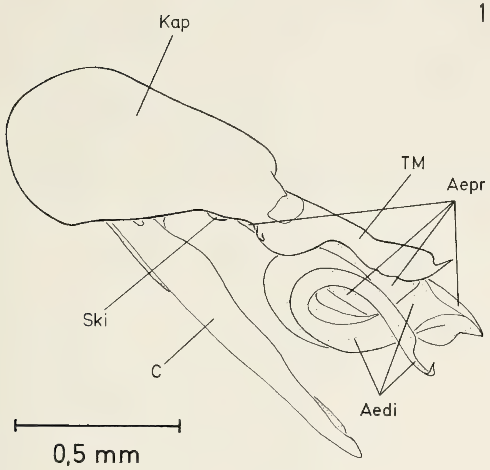


Abb. 1: *Thinophilus flavipalpis*, Hypopygium in lateraler Außenansicht, von rechts. Stellung des Aedeagus wie in Abb. 3. Die locker punktierten Flächen im distalen Abschnitt des Aedeagus (Aedi) sind schwach sklerotisiert und blaß gefärbt.

Daraus ergeben sich die unterschiedlichen Umrisse der rechten (Abb. 1) und der linken Hälfte (Abb. 2—4). Das Foramen, wie im Grundplan größtenteils auf der linken Seite der Genitalkapsel gelegen, reicht anteroventral ein Stück über die Mediane hinaus (unterbrochene Linie in Abb. 2—4).

Ein Opisthypandrium ist nicht entwickelt. Im Zusammenhang damit fehlt auch jegliche Andeutung einer Hypandriumfalte. Beide Teile sind im Grundplan vorhanden und bei *Thinophilus* offenbar in unterschiedlichem Maße reduziert, denn andere Arten der Gattung haben, nach den Abbildungen Negrobovs (1978) zu urteilen, anscheinend ein kurzes, breites Opisthypandrium, das vermutlich mit der Genitalkapsel starr zusammenhängt.

Die ,,Telomeren'' (TM) sind auf dem größeren Teil ihres Umfangs durch eine breite Membran von der Genitalkapsel getrennt. Dorsal und dorsolateral hängen sie mit dieser über eine durchgehend sklerotisierte Fläche zusammen, die trotz ihrer Wölbung bei Adduktion elastisch verbogen werden kann.

Die Membran in der Seitenwand der äußeren Genitalkammer (Ke) setzt sich distad in Form eines schmalen Streifens auf die Medialfläche des Telomers fort. Über die Ventralseite steht sie mit der Membran an der Basis der Telomer-Außenseite in Verbindung. Proximad geht sie ohne Stufe und ohne Zwischenschaltung eines Sklerits in die membranöse Wand der inneren Genitalkammer (Ki) über.

Ein Hypandriumarm ist demnach nicht vorhanden. Mehrere weitere Strukturen, die sonst vom Dolichopodiden-Hypopygium bekannt sind, fehlen ebenfalls: Hypandriumapodem, Zugplatte, Aedeagus-Stützrohr, Dorsalanhang und Proctigersternit. Dorsal von der Einstülpung der inneren Genitalkammer, etwa dort, wo die Hypandriumbrücke zu erwarten wäre, verbindet eine Skleritbrücke (HBr?) den linken und den rechten Caudalrand der Genitalkapsel. Ihre Homologisierung mit der Hypandriumbrücke ist unsicher, weil diese bei den bisher untersuchten Arten keine derartige Verbindung mit der Genitalkapsel eingeht, und weil die sonst der Hypandriumbrücke benachbarten Strukturen, die als Bezugspunkte dienen könnten, bei *Thinophilus* fehlen.

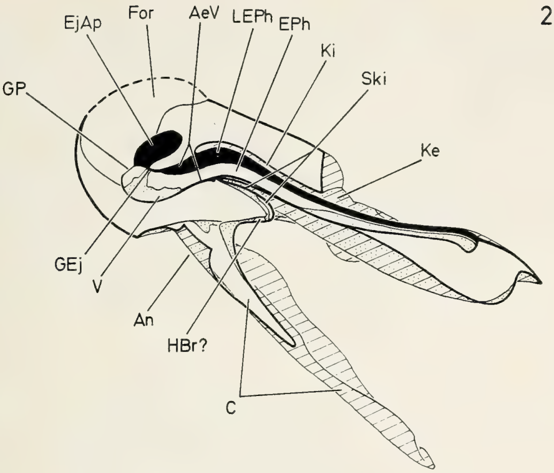
Im Dach der inneren Genitalkammer liegt ein schmaler Skleritstreifen (Ski), der die ganze Länge von der mutmaßlichen Hypandriumbrücke, mit der er gelenkig verbunden ist, bis zur Anheftungsstelle am Aedeagus durchzieht. In seiner dorsalen Hälfte ist er am breitesten, quer gewölbt (deshalb im Medianschnitt auch mit seiner Innenfläche sichtbar) und stärker pigmentiert. Dieser Skleritstreifen versteift das Genitalkammerdach und gibt ihm gleichzeitig die Elastizität, die seine Vorstülpung bei der Erektion des Aedeagus (Abb. 3) erlaubt.

Der Aedeagus gliedert sich in einen proximalen (Aepr) und einen distalen Abschnitt (Aedi, in Abb. 2 und 3 abgeschnitten). Der proximale Abschnitt ist annähernd symmetrisch, allerdings ist ein Sklerit, das die Ventralfläche und einen Teil der Lateralflächen einnimmt, links ausgedehnter als rechts. Dorsal ist dieser Abschnitt größtenteils konkav und membranös. Der distale Abschnitt biegt vom proximalen vor dessen Spitze rechts ab, ist spiralig gewunden und teils schwach sklerotisiert, blaß, teils membranös. Beide Abschnitte werden vom Endophallus (EPh) und einer Leiste (LEPh) durchzogen, die diesen mit der ventralen Außenwand verbindet und offenbar der Leiste homolog ist, die bei *Empis* an entsprechender Stelle beobachtet wurde (Ulrich 1972). Nach dem mikroskopischen Bild an der Anheftungsstelle der Genitalkammerwand scheint die rückwärtige Verlängerung des Aedeagus (AeV) nur aus dem Endophallus und seiner ventralen Leiste zu bestehen, ohne Beteiligung der Aedeagus-Außenwand; vermutlich gilt dies auch für den Grundplan. Das Fehlen eines Aedeagus-Stützrohres hat sicher Folgen für die Mechanik der Erektion. Der feststehende Teil der Samenspritze ist vor der Gelenkstelle (GEj) verbreitert und jederseits in einen lamellenförmigen Fortsatz ausgezogen (nicht

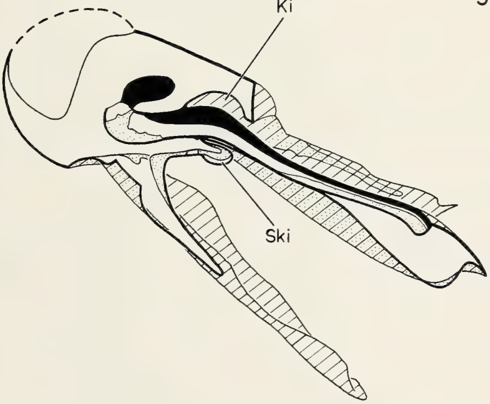
---

Abb. 2—4: *Thinophilus flavipalpis*, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett. Umriß des Foramen rechts (vor) der Schnittebene durch unterbrochene Linie angedeutet. — Abb. 2, 3: Schnittführung in der Medianebene, Endophallus an der Umbiegungsstelle (Übergang vom proximalen in den distalen Abschnitt) quer getroffen, Enddarm kurz abgeschnitten (vgl. Abb. 5, R). Aedeagus in Ruhestellung (Abb. 2) und halb erigiert (Abb. 3). — Abb. 4: Proctiger, innere Genitalkammer mit Aedeagus und größter Teil der Membranen entfernt.

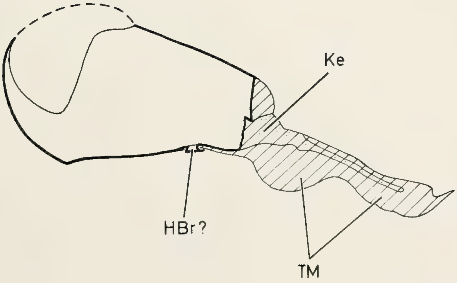
2


EjAp
For
AeV
LEPh
EPh
Ki
Ski
GP
Ke
GEj
V
An
HBr?
C

3



4



abgebildet); die Basis des Ejakulationspodems (EjAp) ist schmäler und trägt keine Seitenfortsätze. Dies hängt damit zusammen, daß der sonst an der Apodembasis inserierende Muskel bei der vorliegenden Art am feststehenden Teil der Samenspritze ansetzt.

Die Cerci (C) sind größtenteils sklerotisiert und dunkel, aber dünnhäutig und wenig steif. Ihre Ventralfläche ist an den Rändern sklerotisiert, zur Mitte hin membranös (in Abb. 2 und 3 nicht sichtbar, da vom aufgewölbten Medialrand verdeckt). Proximal sind sie durch eine membranöse Zone vom Rand der Genitalkapsel getrennt. Die weitgehende Sklerotisierung der Cerci ohne ein besonders gegliedertes Skleritmuster an der Basis dürfte plesiomorph sein.

Muskulatur

Abb. 5—6

Zur Kennzeichnung der einzelnen Muskeln werden die gleichen Nummern verwendet wie für ihre Homologa bei den früher (1974, 1978) beschriebenen Arten. Muskel 1 ist unpaar, alle übrigen sind paarig.

1. Ein breit gefächerter unpaarer Muskel, der an der cranialen und dorsalen Genitalkapselwand entspringt und am Ejakulationsapodem inseriert. In seinem ventralen Teil wird er durch das Foramen in die rechte Körperhälfte abgedrängt. Dem entspricht eine leichte Abbiegung der rückwärtigen Verlängerung des Aedeagus in gleicher Richtung (Rechtskrümmung des Aedeagus).

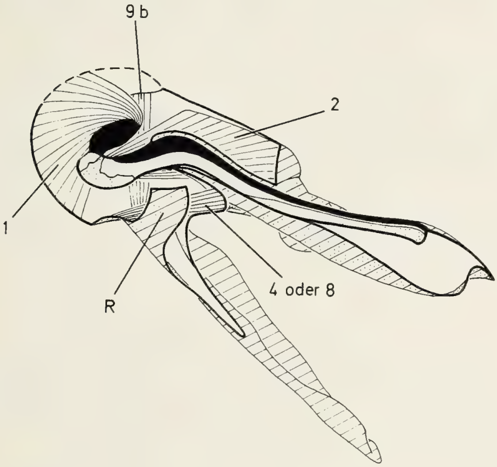
2. Ursprung im distalen Bereich der Genitalkapsel, Insertion an der sklerotisierten Fläche des feststehenden Teils der Samenspritze einschließlich des Seitenfortsatzes. Bei den früher untersuchten Dolichopodiden (vielleicht außer *Rhaphium*) inseriert der Muskel am Basalteil des Ejakulationsapodems. Demgegenüber sind die Verhältnisse bei *Thinophilus* wahrscheinlich apomorph.

4 oder 8. Zieht von der dorsalen Cercusbasis dicht neben dem Enddarm medioventrad zum Sklerit der inneren Genitalkammer, wo er mit dem entsprechenden Muskel der anderen Körperhälfte zusammentrifft. Sein dorsaler Ansatz entspricht dem von Muskel 8, sein ventraler dem von Muskel 4 des Grundplans. Welchem der beiden Muskeln er auch homolog sein mag, auf jeden Fall muß einer seiner beiden Ansatzpunkte sich verlagert haben. In seiner Funktion vertritt er möglicherweise beide: Muskel 4, indem er bei der Rückführung des Aedeagus aus der Erektions- in die Ruhestellung das ausgestülpte Dach der inneren Genitalkammer zurückzieht, und Muskel 8, indem er den Proctiger abflacht. Die Rückbildung des Proctigersternits muß im Zusammenhang damit gesehen werden, daß an der entsprechenden Stelle kein Muskel mehr ansetzt; ob als Ursache oder als Folge, soll hier nicht diskutiert werden.

7. Ursprung an der Lateralfläche der Genitalkapsel, Insertion an der Membran im Bereich der medialen Basis des Telomers. Der rechte Muskel ist weniger breit gefächert und regelmäßiger geformt als der (abgebildete) linke, dessen Ursprungsfläche durch den Rand des Foramen eingebuchtet wird.

9. Entspringt an der lateralen Genitalkapselwand und inseriert an der dorsolateralen Cercusbasis. Der Ursprung des linken Muskels grenzt unmittelbar

5



6

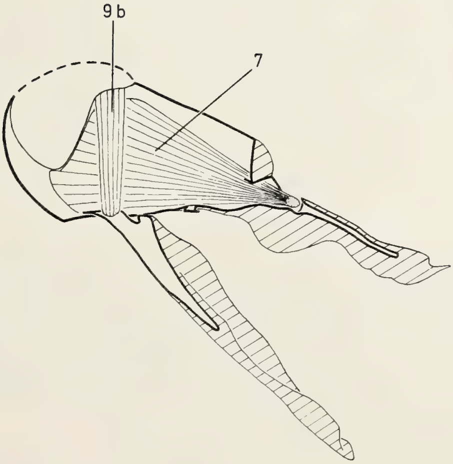


Abb. 5–6: *Thinophilus flavipalpis*, Muskulatur des Hypopygiums.

an das Foramen, der des kürzeren und breiter gefächerten rechten ist weit vom Foramen entfernt. Dieser Muskel kann auf Grund seiner Insertionsstelle mit Muskel 9 b anderer Arten gleichgesetzt werden. Muskel 9 a fehlt ebenso wie das Proctigersternit, an dem er sonst meistens ansetzt. Die Annahme liegt nahe, daß er wie dieses zurückgebildet wurde. Allerdings kann gegenwärtig noch nicht ausgeschlossen werden, daß die Vorfahren von *Thinophilus* niemals einen Muskel 9 a besaßen, dessen Insertion im ventrolateralen Bereich des Proctiger im Vergleich mit anderen Dipterenfamilien apomorph ist. Die Funktion von Muskel 9 dürfte bei den Dolichopodiden darin bestehen, den Proctiger zu bewegen und seiner Vorstülpung unter dem Druck der Hämolymphe oder im Zusammenhang mit Bewegungen bei der Copula entgegenzuwirken.

Es fehlen die Muskeln 3, 5, 6 und entweder 8 oder 4. Muskel 3 ist vielleicht, wie bei *Rhaphium,* wegen der engen Schlauchform der inneren Genitalkammer entbehrlich. Sicher besteht ein Zusammenhang zwischen dem Fehlen der Muskeln 5 und 6, der völligen Rückbildung der Sklerite, an denen sie sonst inserieren (Hypandriumarm und -apodem), und der Reduktion des Opisthypandrium, das im Grundplan von ihnen bewegt wird.

Bewertung der Merkmale

Das Hypopygium von *Thinophilus flavipalpis* zeichnet sich durch eine Reihe apomorpher Merkmale aus, deren Mehrzahl in der Rückbildung von Skelettelementen und daran ansetzenden Muskeln besteht.

Zurückgebildet sind:

a) Opisthypandrium und Hypandriumfalte,
b) Hypandriumarm,
c) Hypandriumapodem,
d) Zugplatte,
e) Muskel 5,
f) Muskel 6,
g) Muskel 3,
h) Muskel 4 oder Muskel 8,
i) Proctigersternit,
k) Aedeagus-Stützrohr.

Weitere Apomorphien:

l) Ausbildung einer Skleritbrücke zwischen den lateralen Caudalrändern der Genitalkapsel (modifizierte Hypandriumbrücke?).
m) Muskel 4 oder 8 hat einen seiner beiden Ansatzpunkte verlagert.
n) Muskel 2 inseriert am feststehenden Teil der Samenspritze.
o) Bau des Aedeagus mit asymmetrisch stehendem, spiralig gewundenem Distalteil.

Unsicher ist die Beurteilung der folgenden Merkmale:

p) Ein Dorsalanhang fehlt.
q) Die Verbindung des Telomers mit der Genitalkapsel ist teils membranös, teils durchgehend sklerotisiert.
r) Muskel 9 a fehlt.

Ein funktioneller Zusammenhang besteht zwischen den Rückbildungsmerkmalen a—f, was aber nicht besagen soll, daß die Rückbildung eines der sechs Elemente notwendigerweise auch die Reduktion aller übrigen zur Folge haben müsse. Wie *Medetera* zeigt (Ulrich 1978), kann der Hypandriumarm in Verbindung mit einem Verlust der Beweglichkeit des Opisthypandrium zurückgebildet werden und trotzdem das Hypandriumapodem mit den ansetzenden Muskeln erhalten bleiben.

Die Rückbildung des Proctigersternits (Merkmal i) und Reduktion (h) oder Ansatzverlagerung (m) von Muskel 8 hängen sicher ebenfalls ursächlich zusammen.

Im Grundplan spielt das Gelenk zwischen Hypandriumbrücke und Proctigersternit eine Rolle bei der Protrusion des Aedeagus, der durch das Stützrohr mit der Hypandriumbrücke verbunden ist. Es ist daher denkbar, daß auch die Reduktion oder Umbildung der betroffenen Strukturen (Merkmale i, k und l) in einem funktionellen Zusammenhang steht.

Das Fehlen eines Aedeagus-Stützrohrs hat zur Folge, daß bei der Protrusion des Aedeagus nur die innere Genitalkammer vorgestülpt wird, darüber hinaus aber keine weiteren Teile bewegt werden.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß das Hypopygium von *Thinophilus flavipalpis* in struktureller wie auch in funktioneller Hinsicht gegenüber dem Grundplan stark vereinfacht ist.

Es bleibt zu ermitteln, ob ein Teil der für *Thinophilus* festgestellten Apomorphien auch bei anderen, mehr oder weniger nah verwandten Gattungen vorkommt, die vor allem unter den Hydrophorinae zu suchen sind. Eine erste Durchsicht von Mazerationspräparaten von *Hydrophorus*, *Liancalus* und *Machaerium* ergab keine auffälligen Übereinstimmungen mit *Thinophilus*. Da aber manche der hier behandelten Merkmale an Mazerationspräparaten nicht sichtbar sind, sollen detaillierte Untersuchungen an denjenigen Gattungen der Hydrophorinae folgen, von denen mir ausreichendes Material zur Verfügung steht.

Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur des Hypopygiums von *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt) (Diptera, Dolichopodidae) werden beschrieben und die Abweichungen vom Grundplan der Familie herausgestellt. Das Hypopygium dieser Art weist zahlreiche Apomorphien auf, unter denen die meisten Reduktionsmerkmale sind. Die Folge ist eine auffallende Vereinfachung in Bau und Funktion.

Summary

Modifications in the structure of the dolichopodid hypopygium (Diptera) — II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt)

Skeleton and musculature of the hypopygium are described in *Thinophilus flavipalpis* and compared to the family's groundplan. There are numerous apomorphous characters most of which affect reduction of parts. Thereby the hypopygium has been strikingly simplified both in structural and functional respects.

Literatur

Dahl, C. (1980): Comparison of postembryonic organization of the genital segments in Trichoceridae, Tipulidae, and Anisopodidae (Diptera, Nematocera). — Zool. Scr. 9: 165—185.

Hennig, W. (1976): Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). — Stuttgart. Beitr. Naturk., (Ser. A Biol.), Nr. 283: 1—63.

McAlpine, J. F. (1981): Morphology and terminology — adults. — In: McAlpine, J.F., B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth & D.M. Wood: Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1, 9—63. Canadian Government Publishing Centre, Hull, Quebec.

Negrobov, O.P. (1977—1979): Unterfamilie Hydrophorinae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region, Band IV 5, 29. Dolichopodidae, (Lfg. 316, 319, 321), 354—461, Taf. CXX—CLXXX. Schweizerbart, Stuttgart.

Ulrich, H. (1971): Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax der Dolichopodiden und Empididen (Diptera). — Veröff. zool. Staatssamml. München 15: 1—44, 13 Tafeln.

— (1972): Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums (Diptera). — Veröff. zool. Staatssamml. München 16: 1—27.

— (1974): Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 5: 60 S.

— (1978): Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — I: *Medetera truncorum* Meigen. — Bonn. zool. Beitr. 28: 412—420.

— (1981): Zur systematischen Gliederung der Dolichopodiden (Diptera). — Bonn. zool. Beitr. 31: 385—402.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 1—3

Pantopoden aus Nordwestafrika (Pycnogonida)

von

F. KRAPP

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

An der Atlantikküste Nordwestafrikas lebt zwar grundsätzlich dieselbe Fauna wie im Mittelmeer, doch treten hier schon eine Reihe von Formen aus den südlich angrenzenden Bereichen auf. Insgesamt sind unsere Kenntnisse der Faunistik noch sehr unbefriedigend. Loman schrieb eine Reihe von Arbeiten (1925, 1928, 1929) über die Pantopodenfauna der marokkanischen Atlantikküste, die uns in dieser Arbeit beschäftigen soll, seither wurden vor allem aus weiter im Süden gelegenen Teilen bis nach Westafrika neue Pantopodenfunde gemeldet (z. B. Bamber 1979, Bourdillon 1955, Bouvier 1910, 1917 a + b, Fage 1942, 1949 a + b, 1952, 1953, 1956, 1959, Loman 1923, 1938, Stock 1951, 1952 a, 1956, 1957, 1967, 1970, 1975). Fast alle diese Arbeiten behandeln Material, das von Schiffen aus mit mehr oder weniger grobem Gerät gesammelt wurde. Gezielte Probenentnahmen mit Hilfe von Schnorchel- oder Gerätetauchen wurden aus dem Gebiet bisher nicht berichtet.

Material und Methoden

Zwischen dem 23. 5. und dem 13. 6. 1979 wurden entlang einem Küstenstreifen zwischen 40 km nördlich und etwa 35 km südlich von Agadir 45 Proben von marinen Arthropoden mittels Schnorcheltauchen gesammelt. Davon enthielten 16 auch Pantopoden, also mehr als ein Drittel. Die folgende Probenliste gibt dazu die wichtigsten Angaben.

Die Proben wurden in der üblichen Weise schon unter Wasser entweder in Plastikbeutel gesteckt und zur Oberfläche gebracht, oder besser in einem Sack aus dichtmaschigem Nylongewebe gesammelt und anschließend in einem improvisierten Laboratorium nach Arthropoden ausgesucht.

1) 23. 5., eine Schutzmole aus angeschütteten Bruchsteinen vor einem flachen Sandstrand vor Agadir, 0—1,5 m unter der Ebbelinie, Bewuchs aus schleimigen, flächig-dichotom verzweigten Braunalgen mit sehr viel Sediment

3) 23. 5., ebendort, Hauptalge mit sehr viel Aufwuchs

7) 25. 5., 32 Straßenkilometer nördlich Agadir, hinter dem Ort Tamrit, Krustenalgen an der Oberfläche

Tabelle 1: Verteilung der Arten, Individuenzahlen und Geschlechter auf die einzelnen Proben. n = Gesamtsumme aller Pantopoden-Individuen.

Probe	Arten	♂	♀	juvenile
1.	*Ammothella longipes*	3		1 chelates
	n = 4			
3.	*Ammothella longipes*		2	
	Achelia echinata	3 (1 oviger)	1	
	n = 6			
7.	*Achelia echinata*	1		
	n = 1			
15.	*Ammothella longipes*	5 (3 oviger)	6	
	Achelia echinata	18 (9 oviger)	12	7 chelate
	n = 48			
21.	*Ammothella longipes*	7 (4 ov., 2 groß)	6 (4 große)	
	Achelia echinata	2	1	1 chelates
	n = 17			
23.	*Ammothella longipes*	1 großes	1 großes	
	n = 2			
24.	*Ammothella longipes*	2 subadult		1 chelates
	Achelia echinata		1	1 chelates
	n = 5			
25.	*Ammothella longipes*	13 (8 ov., 5 groß)	12 (3 große)	2 chelate
	Achelia echinata	3	4	9 chelate
	Achelia vulgaris	1 oviger		
	n = 44			
26.	*Pycnogonum pusillum*	1 (Ovigera 7-gliedrig incl. Endkralle)		
	n = 1			

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Probe	Arten	♂	♀	juvenile
34.	*Ammothella longipes*	1 groß		
	Achelia echinata	1	3	
	n = 5			
35.	*Ammothella longipes*		1	
	Achelia echinata	4 (2 oviger)	1	
	n = 6			
38.	*Achelia echinata*	1		
	n = 1			
39.	*Ammothella longipes*	1 oviger groß		
	Achelia echinata	2		
	Anoplodactylus pygmaeus		1	
	Tanystylum orbiculare	1		
	n = 5			
41.	*Achelia echinata*	2		1 chelates
	n = 3			
42.	*Achelia echinata*	2 (1 oviger)	1	
	n = 3			
45.	*Achelia echinata*	2		1 chelates
	n = 3			

Ammothella longipes fand sich in den Proben 1, 3, 15, 22, 23, 24, 25, 34, 35, 39 (10 Proben); *Achelia echinata* in 3, 7, 15, 22, 24, 25, 34, 35, 38, 39, 41, 42, 45, (13 Proben); *Achelia vulgaris* in 25; *Tanystylum orbiculare* in 39; *Anoplodactylus pygmaeus* in 39; *Pycnognum pusillum* in 26.

15) 30. 5., 2 km nördlich Agadir, Gezeitentümpel mit vielerlei Algen, darunter *Cystoseira*, *Ulva*, *Corallina*

22) 5. 6., Bou-Irden, 17 km nördlich Agadir, pinselförmige, sehr kurze und buschige Rotalge

23) Ort und Datum wie vor., aber auf *Codium dichotomum*

24) Ort und Datum wie 22, *Corallina*

25) Ort und Datum wie 22, verzweigte, pinselförmige Rotalge

26) 6. 6., Leuchtturm vor dem Hafen von Agadir: kurzer Algenrasen auf jungen Mytiliden am Rand einer langen, ständig von der Brandung durchspülten Wanne

34) 10. 6., Strand direkt nördlich von Taghazout: sehr stark schleimige Rotalgen als Epiphyten auf *Cystoseira*

35) 10. 6., ebendort, *Cystoseira* 2 m unter der Ebbelinie, ohne Aufwuchs

38) 12. 6., Strand nördlich von Taghazout, kleine *Cystoseira*, einige davon mit fädigen Grünalgen

39) wie 38, aber große *Cystoseira* mit etwas Sand und Muschelgrus, 3,5 m unter der Ebbelinie

41) wie 38, mittlere *Cystoseira*, Probe aus ca. 2,5 m mit einigen roten und grünen Fadenalgen

42) 13. 6., Ort ähnlich dem Vortag, große *Cystoseira* 1,5—2 m unter der Ebbelinie

45) 13. 6., Ort wie oben, kleinere *Cystoseira* aus der Brandungsnähe

Artenliste

Achelia echinata (Hodge, 1864)

Bouvier 1923: 55 (synonymie). Loman 1925: 50. Loman 1929: 71. Stock 1955: 245. Stock 1956: 98. De Haro 1967: 114, fig. 6. Stock 1968a: 17—18 (clé), fig. 11. Krapp 1973: 58. Arnaud 1974a: 151. Arnaud 1976: 69—70. Chimenz-Gusso et alii 1979: 98. Chimenz et alii 1980: 482.

Material s. Tabelle 1.

Diese am häufigsten angetroffene Art tritt in 13 Proben mit insgesamt 85 Individuen auf und ist damit auch die stetigste Form (75 % aller Proben, ca. 55,2 % aller Individuen). Es bot sich kein Anlaß, bei der Bestimmung systematische Schwierigkeiten zu vermuten (vergl. mit *Ammothella longipes*).

Achelia vulgaris (Costa, 1861)

Bouvier 1923: 55 (fig. 54, synonymie). Stock 1954a: 100. Stock 1968a: 17 (clé), fig. 10. Krapp 1973: 58—59. Arnaud 1974a: 151. Krapp 1975: 282—284 (tab.). Arnaud 1976: 71 (Liste).

Material s. Tabelle 1.

Normalerweise tritt diese Art erst in etwas bedeutenderer Tiefe auf. Da kein Grund für das Auftauchen am Probenort ersichtlich für besondere ökologische Umstände spricht, dürfte das Tier von seinem normalen Vorkommen nach oben gespült worden sein.

Ammothella longipes (Hodge, 1864)

Bouvier 1923: 52, fig. 50 (synonymie). Loman 1925: 50. Loman 1928: 62. Stock 1954: 120 (key). Stock 1968a: 14—15 (clé), fig. 7. Arnaud 1974a: 151. Arnaud 1976: 69.

Achelia hispida (sic!); *Achelia longipes* (sic!): King 1974: 24—26, figs. 8 A—D, 9 A—C, 10 A—E. Wyer & King 1974: 114—120, figs. 1—14.

Ammothella hispida: Chimenz-Gusso et alii 1979: 96—97, figs. 3 a—f. Chimenz et alii 1980: 486—488, figs. 6 a—c.

Material s. Tabelle 1.

Die Proben enthalten reife Individuen — sowohl Männchen wie auch Weibchen — die zu zwei verschiedenen Größenklassen verteilt werden können. Beide Formen treten auch in denselben Proben auf. Ohne uns festzulegen, werden beide Formen zunächst derselben Art mit der oben angeführten Bezeichnung zugezählt. Eine Klärung, ob es sich dabei um zwei Arten oder nur um Wachstumsstadien einer Art handelt, kann allein mit morphologischen Mitteln nicht entschieden werden. Dazu bedarf es weiterer Untersuchungen auch biochemischer oder vielleicht auch karyologischer Art (Chromosomenzahlen sämtlicher Pantopoden sind noch unbekannt!).

Lange Zeit galt es als ausgemacht, daß es sich bei *Ammothea longipes* Hodge, 1864 um das Jugendstadium der in derselben Arbeit vom selben Autor als *Ammothea hispida* Hodge, 1864 beschriebenen Form handelte. Es war King (1974), der die beiden Taxa wieder trennen wollte und einige Unterschiede abbildete. Später wurde von ihm und einem Co-Autor (Wyer & King 1974) nachgewiesen, daß sich die beiden fraglichen Formen auch biometrisch unterscheiden lassen. Daß damit aber keine Entscheidung über den biologischen Rang der unterschiedenen Formen möglich war, blieb unklar. Durch die gute Zugänglichkeit und große Verbreitung des als Bestimmungswerk konzipierten Buches von King (1974) wurden und werden sicher auch in Zukunft noch viele ökologisch und faunistisch arbeitende Meeresbiologen dazu verleitet, ihre Funde (teilweise) als *Ammothella hispida* zu publizieren, wie dies zum Beispiel Chimenz-Gusso et alii (1979) und Chimenz et alii (1980) taten. Auf den beigegebenen Abbildungen 1 und 2 sind die einzelnen ,,Größenklassen'' noch einmal einander gegenübergestellt.

Tanystylum orbiculare Wilson, 1878

Wilson 1878: 5—7, pl. 2, figs. 2 a—f. Loman 1928: 64. Kraeuter 1973: 496. Krapp 1973: 60—63, 64—65, figs. 4 a—g. Arnaud 1974b: 170 (liste). Stock 1975a: 985. Krapp-Schickel & Krapp 1975: 17—23. Krapp & Kraeuter 1976: 343 (refs.). Arnaud 1976: 69. Chimenz et alii 1980: 490—491, figs. 7 a—e.

Material s. Tabelle 1.

Schon Loman (1928) zitiert diese Art vom selben Fundort (vor Agadir), es ist auch wahrscheinlich, daß ihm diese Form und nicht die bis vor wenigen Jahren dazugerechnete Art *Tanystylum conirostre* (Dohrn, 1881) vorgelegen

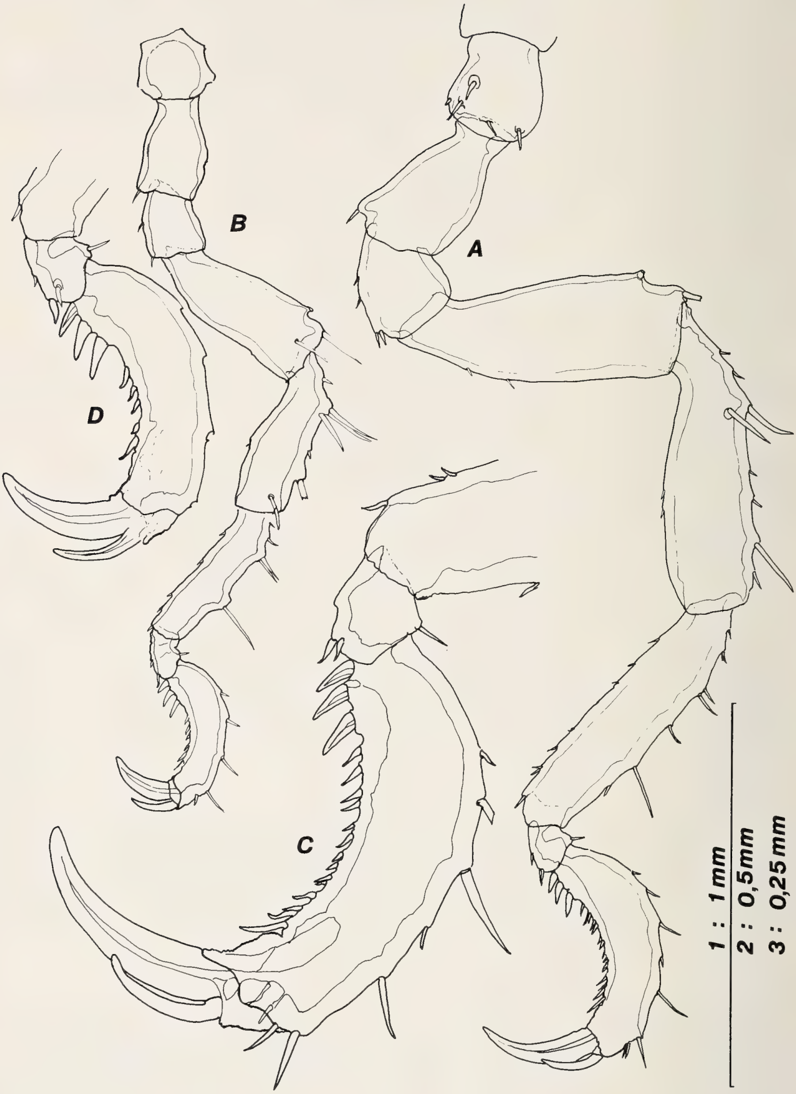


Abb. 1: *Ammothella longipes*, 3. Gangbein links. A von einem ♂ der großen Form, B von einem ♂ der kleinen Form; C Endglieder von A, stärker vergrößert, D dieselben von B. Alle aus Probe 25. Für A, B gilt Maßstab 1 (= 1 mm), für C, D Maßstab 2 (= 0,5 mm).

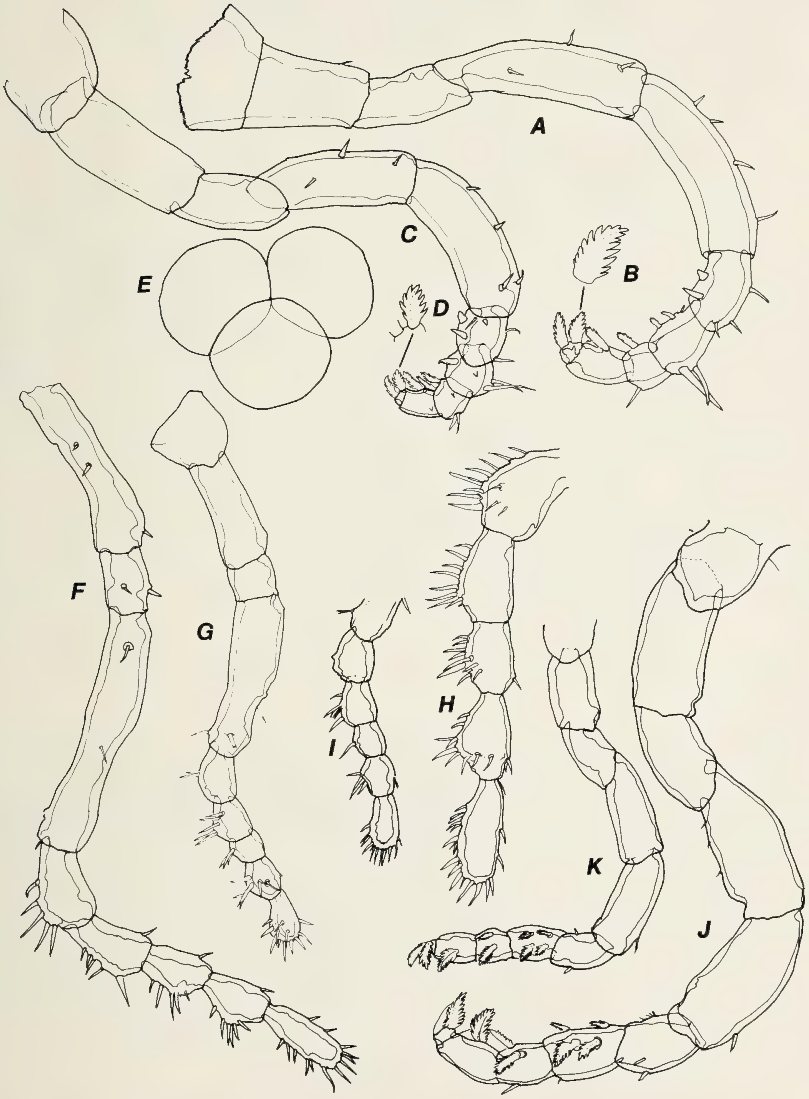


Abb. 2: *Ammothella longipes*; A rechter Oviger, ♂ der großen Form, B spezialisierte Putzborste vom letzten Ovigerglied (—); C rechter Oviger, ♂ der kleinen Form, D spezialisierte Putzborste vom letzten Ovigerglied (—); E drei Eier der kleinen Form; F rechter Palpus, ♂ der großen Form; G rechter Palpus, ♂ der kleinen Form; H Endgeißel (= letzte 5 Glieder) des Palpus, ♀ der großen Form; I desgl., ♀ der kleinen Form; J rechter Oviger, ♀ der großen Form; K rechter Oviger, ♀ der kleinen Form. A, C, F—K im Maßstab 2 (= 0,5 mm), B, D, E im Maßstab 3 (= 0,25 mm).

hat. Kennzeichnend für *T. orbiculare* ist die gedrungene Form und die nach dorsal gerichtete Aufbiegung des oft als ,,Abdomen'' bezeichneten letzten Körperabschnittes der Pantopoden, sowie vor allem die Gliederzahl des weiblichen Ovigers. Andere Merkmale dagegen sind variabel, so die von Nogueira (1967) als trennend angegebene Form der (ohnedies extrem rudimentären) Cheliphoren, als auch die von Krapp (1973) fälschlich als diagnostisch betrachtete Form des Rostrums. Adriatisches Material von *T. conirostre* hat nicht mehr die für tyrrhenische Populationen (Dohrn 1881, Krapp 1973) so bezeichnende Kegelform des Rostrums, die ja auch für die Wahl des Artnamens ausschlaggebend war. Material aus der Umgebung von Rovinj läßt die beiden auch dort vorkommenden Arten (Krapp-Schickel & Krapp 1975) nicht an diesem Merkmal unterscheiden. Daß schließlich die Gliederzahl der Palpen stark variiert, hat Stock (ab 1951) in mehreren Arbeiten nachgewiesen, ohne allerdings die beiden Arten zu unterscheiden. Die Arbeiten von Nogueira (1956, 1967) wurden absichtlich aus dem obenstehenden Literaturverzeichnis weggelassen, da ihre Kriterien der Unterscheidung sich auf außerportugiesisches Material nicht anwenden lassen.

Anoplodactylus pygmaeus (Hodge, 1864)

Pallene pygmaea Hodge, 1864: 116, pl. XIII, figs. 16—17.

Phoxichilidium pygmaeum (Hodge, 1864): Hoek 1882: 514, pls. XXVI—XXVII, figs. 22—25.

Phoxichilidium mutilatum Frey & Leuckart, 1847: Semper 1874: 264—277, Taf. 16 + 17 (figs. 1—16).

Anoplodactylus pygmaeus (Hodge, 1864): Bouvier 1923: 39 (clé), 41 (synonymie), fig. 36. Lebour 1945: 159—162, figs. 7 a—c. Hedgpeth 1948: 224—225, fig. 27 A. Bourdillon 1954: 148—149. Stock 1954b: 77 (lit., synonymy). Stock 1968a: 26 (clé), 27, fig. 20. Arnaud 1971: 164. Krapp 1973: 72. Arnaud 1974a: 152. Arnaud 1974b: 170 (liste): Arnaud 1976: 69. Chimenz-Gusso et alii 1979: 94—96. Chimenz et alii 1980: 472 (tab.), 479—480, figs. 3 a—c.

Material s. Tabelle 1.

Ausgerechnet diese im Seichtwasser sehr verbreitete Art war von der Atlantikküste zwischen der Straße von Gibraltar und dem Kongo noch nicht nachgewiesen (siehe dazu die Liste der Arten dieses Bereiches in Fage 1953). Sicher ist sie auch hier in geeigneten Biotopen weit zahlreicher, als man es auf Grund unseres Einzelfundes glauben könnte.

Pycnogonum pusillum Dohrn, 1881

Dohrn 1881: 207—210, pl. XVI, figs. 4—8. Carus 1885: 288. Sars 1891: 7. Norman 1901: 7. Norman 1908: 37. Loman 1917: 44. Bouvier 1917: 44. Bouvier 1923: 60, 61 (clé), figs. 60 + 60a. Schimkewitsch 1929: 6, 7, 18. Helfer & Schlottke 1935: 298. Marcus 1940b: 306 (sub *P. benokianum*). Stock 1952a: 1—6, fig. 1 (première retrouvaille depuis 1881). Stock 1966: 408. Stock 1968a: 34 (clé), 36, fig. 30.

Material s. Tabelle 1.

Die recht seltene Art wurde von Stock (1952) erstmals wieder seit Dohrns Erstbeschreibung an der nordafrikanischen Küste gefunden.

Diskussion

Von den 45 durch Schnorcheltauchen gewonnenen Proben aus dem Littoral im Raume Agadir enthielten 16 auch Pantopoden. Insgesamt wurden 154 Individuen gesammelt, die sich auf 6 Arten verteilen ließen. Von diesen trat *Ammothella longipes* in 10 Proben auf, allerdings in 2 ,,Größenklassen'' (siehe aber unten). Die häufigste Art dagegen war *Achelia echinata*, die in 13 Proben vorkam. Die Verteilung der Arten auf die einzelnen Proben findet man in Tabelle 1.

Wie schon im systematischen Teil angedeutet, konnte der Status der beiden hier unter *Ammothella longipes* zusammengefaßten Größenklassen mit rein morphologischen und auch biometrischen (Wyer & King 1974) Methoden nicht schlüssig belegt werden. Doch hoffen wir, dazu mit biochemischen Parametern (Elektrophorese) beitragen zu können. Zur Orientierung bringen wir hier auf zwei Tafeln Abbildungen von Exemplaren beider Größenklassen (Abb. 1 und 2).

Zusammenfassung

Die Arbeit berichtet über 154 Individuen von Pantopoden von der Atlantikküste Marokkos (Raum Agadir), die in 16 von 45 Arthropoden enthaltenden Proben gesammelt wurden. Insgesamt wurden 6 Arten festgestellt, davon waren 65 Individuen dem Komplex um *Ammothella longipes* zuzurechnen. 2 ,,Größenklassen'' konnten darin unterschieden und abgebildet werden (Abb. 1 und 2). Die weiteren gefundenen Arten waren: *Achelia echinata*, *A. vulgaris*, *Tanystylum orbiculare*, *Anoplodactylus pygmaeus* (erstmals von der Atlantikküste Nordwestafrikas nachgewiesen), *Pycnogonum pusillum*.

Summary

This work reports on 154 specimens of Pycnogonida sampled in the littoral zone around the Agadir region on the Atlantic coast of Morocco. From 45 samples with arthropods, 16 contained pycnogonids. In all, 6 species could be determined, but no less than 65 specimens belonged to the species complex around *Ammothella longipes*. Two ''size classes'' could be distinguished and figured among these (see Fig. 1 and 2). The other species found are *Achelia echinata*, *A. vulgaris*, *Tanystylum orbiculare*, *Anoplodactylus pygmaeus* (reported for the first time on the Atlantic coast of northwestern Africa), and *Pycnogonum pusillum*.

Literaturverzeichnis

Arnaud, Françoise (1974a): Pycnogonides récoltés aux Açores par les campagnes 1969 et Biaçores 1971. — Bull. zoöl. Mus. Univ. Amsterdam 3: 169—187; 1—20.

— (1974b): Les pycnogonides du Golfe de Gascogne (Atlantique Nord-Est). — Téthys 5: 147—154.

Bamber, R.N. (1979): A new species of *Endeis* (Pycnogonida) from West Africa. — Zool. J. Linnean Soc. (London) 65: 251—254.

Bourdillon, A. (1955): Les pycnogonides de la croisière 1951 du «Président Théodore Teissier». — Rec. Trav. Inst. Pêches marit. (Marseille) 19: 581—609; pls. 1—3.

Bouvier, E.L. (1910): Mission en Mauritanie occidentale. III. Partie zoologique. Crustacés et Pycnogonides. — Actes Soc. Linéenne Bordeaux 64: 221—226; 1 pl.

— (1917a): Sur un Pycnogonide (Arach.) nouveau recueilli en Guinée portugaise par le comte de Polignac, au cours de sa campagne de 1913 sur le yacht Sylvana. — Bull. Soc. entomol. France, Paris, 10: 223—226.

— (1917b): Pycnogonides provenant des campagnes scientifiques de S.A.S. le Prince de Monaco (1885—1913). — Résultats des Campagnes scientifiques accomplies sur son yacht par Albert I^er^ Prince Souverain de Monaco 51: 1—56, tab. I—IV.

— (1923): Pycnogonides. — Faune de France 7, 1—69.

Chimenz, Carla, P.M. Brignoli & G. Basciano (1980): Pantopodi del Porto di Civitavecchia e dintorni. — Cah. Biol. mar. 20: 471—497.

Chimenz-Gusso, Carla, E. Fresi, F. Cinelli, Lucia Mazzella, M. Pansini & R. Pronzato (1979): Evoluzione delle biocenosi bentoniche di substrato duro contro un gradiente di luce in una grotta marina superficiale. II. Pantopodi. — Mem. Biol. mar. Oceanogr. (N.S.) 8: 91—103.

Fage, L. (1942): Pycnogonides de la côte occidentale d'Afrique. — Arch. Zool. expér. gén. 82: 75—90.

— (1949a): Pycnogonides du Congo Belge. — Arch. Zool. expér. gén. 86: 20—31.

— (1949b): A propos de quelques Pycnogonides du Congo Belge. — Bull. Inst. Roy. colon. Belge 20: 568—574.

— (1952): Sur quelques Pycnogonides de Dakar. — Bull. Mus. natl. Hist. natur. (Paris) (2) 24: 530—533.

— (1953): Deux Pycnogonides nouveaux de la côte occidentale d'Afrique. — Bull. Mus. natl. Hist. natur. (2) 25: 376—382.

— (1956): Sur deux espèces de Pycnogonides du Sierra Leone. — Bull. Mus. natl. Hist. natur. (2) 28: 290—294.

— (1959): Résultats scientifiques de la campagne de la «Calypso» 4: Golfe de Guinée. 9. Pycnogonides. — Ann. Inst. océanogr. (Monaco) 37: 235—239.

— & J.H. Stock (1959): Résultats scientifiques des campagnes de la «Calypso» 27. Campagne de la Calypso aux Iles du Cap Vert (1959). 6. Pycnogonides. — Ann. Inst. océanogr. (Monaco) 44: 315—327.

Fry, W.G., & J.H. Stock (1978): A pycnogonid bibliography. — Zool. J. Linnean Soc. (London) 63: 197—238.

Giltay, L. (1934): Note sur quelques Pycnogonides de Villfranche s/Mer (Alpes-Maritimes). — Bull. Mus. Roy. Hist. natur. Belgique 10 (35): 1—5.

Hedgpeth, J.W. (1948): The Pycnogonida of the Western North Atlantic and the Carribean. — Proc. United States Natl. Mus. 97: 157—342, charts 1—3.

Helfer, H., & E. Schlottke (1935): Pantopoda. — In: Dr. H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 5. Band, IV. Abt., 2. Buch, VIII + 314.

Hoenigmann, J., & J.H. Stock (1955): Das männliche Geschlecht von *Pycnogonum pusillum* Dohrn, 1881 (Pantopoda). — Entomol. Ber. 15: 534—536.

King, P.E. (1973): Pycnogonids. — Hutchinson of London, 144.

— (1974): British sea spiders. — Synopses of the British Fauna (N.S.) 5: 68. Linnean Society of London & Academic Press, London & New York.

— & B.G. Crapp (1971): Littoral Pycnogonids of the British Isles. — Field Studies 3: 455—480.

Krapp, F. (1973): Pycnogonida from Pantelleria and Catania, Sicily. — Beaufortia 21: 55—74.

— (1975): Bathyale und zirkalittorale Pantopoden (Pycnogonida) aus dem Adriatischen und Ligurischen Meer, mit *Callipallene acribica* n.sp. — Bonner zool. Beitr. 26: 280—290.

Krapp-Schickel, Gertraud, & F. Krapp (1975): Quelques traits de l'écologie d'Amphipodes et de Pycnogonides provenant d'un îlot nord-adriatique. — Vie Milieu 25 (1 B): 1—31.

Loman, J.C.C. (1923): Pycnogoniden aus Süd- und Westafrika. — Göteborgs kungl. Vet. Vitt.-Samh. Handl. (4) 22 (6): 3—7.

— (1925): Pycnogonides du Maroc (Côte atlantique) et de Mauritanie. — Bull. Soc. Sci. natur. Maroc 5: 50—53. Rabat.

— (1928): Note complémentaire sur les Pycnogonides de la Côte atlantique du Maroc. — Bull. Soc. Sci. natur. Maroc 8: 61—67. Rabat.

— (1929): Addendum à la liste des Pycnogonides récoltés sur la côte atlantique du Maroc par le Dr. J. Liouville et R.-Ph. Dollfus. — Bull. Soc. Sci. natur. Maroc 9: 71. Rabat.

— (1938): Note préliminaire sur les «Podosomata» (Pygnogonides) du Musée Océanographique de Monaco. — Résultats des campagnes scientifiques accomplies sur son yacht par Albert I^er^ Prince Souverain de Monaco 97: 277—286, pl. IV.

Nogueira, Maria (1956): Contribuição para o estudo dos Pantópodos das costas de Portugal. — Arq. Mus. Bocage 27: 65—105.

— (1967): Bases para a determinação dos Pantópodos das costas portuguesas. — Arq. Mus. Bocage (2) 1: 283—341, 18 est.

Schimkéwitsch, W. (1929, 1930): Pantopodes (Pantopoda). 2 vols. — In: Faune de l'URSS et des pays limitrophes, CXIV + 555, X pls. Leningrad.

Stock, J.H. (1951): Résultats scientifiques des croisières du navire-école belge «Mercator». V.: Pantopoda. — Mém. Inst. Roy. Sci. natur. Belgique (2) 43: 1—23.

— (1952a): *Pycnogonum pusillum* Dohrn, 1881: retrouvé après 70 années sur la côte africaine. — Bull. Inst. Roy. Sci. natur. Belgique 28 (14): 1—6.

— (1952b): Revision of the European representatives of the genus *Callipallene* Flynn, 1929. — Beaufortia 13: 1—14.

— (1956): Tropical and subtropical Pycnogonida, chiefly from South Africa. — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. 118: 71—113.

— (1957): Pantopoden aus dem Hamburger Zoologischen Museum Hamburg. 2. Teil. — Mitt. Hamburger zool. Mus. Inst. 55: 81—106.

— (1967): Pycnogonida from West Africa. — Atlantide Rep. 9: 45—57.

— (1970): The Pycnogonida collected off northwestern Africa during the cruise of the "Meteor". — „Meteor"-Forsch.-Erg. (D) 5: 6—10.

— (1971): Pycnogonides récoltés durant la campagne Noratlante en Atlantique Nord. — Bull. zoöl. Mus. Univ. Amsterdam 2: 25—28.

— (1975): Biological results of the University of Miami Deep-Sea Expeditions 108. Pycnogonida from the continental shelf, slope, and deep sea of the tropical Atlantic and West Pacific. — Bull. mar. Sci. 24: 957—1092.

Wyer, D.W., & P.W. King (1974): An investigation into the validity of the species *Achelia hispida* Hodge and *Achelia longipes* (Hodge). — Irish Natural. J. 18: 114—120.

Anschrift des Verfassers: Dr. F. Krapp, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Die Zeitschrift wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie. Mit Rücksicht auf die Sammlungen und Ziele des Museums werden Arbeiten über Wirbeltiere und Arthropoden bevorzugt angenommen.

Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können. Der Bezugspreis mußte mit Beginn des laufenden Jahres erhöht werden und beträgt jetzt 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Jahrgang (einschließlich Versandspesen). Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere gegen Erstattung der Herstellungskosten beziehen.

Die Verfasser von Beiträgen werden gebeten, ihre Korrespondenz an die Schriftleitung zu richten. Für die Bearbeitung von Kaufaufträgen und den Zeitschriftentausch ist die Bibliothek des Instituts zuständig. — Anschrift: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

.547 3
71
H

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:
HANS ULRICH

---

34. Jahrgang · 1983 · Heft 4

BONN

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983) Heft 4

Ausgegeben im Dezember 1983

Inhalt

Seite

Dr. Karl Heinz Lüling 70 Jahre (K. BUSSE) 417

KIVANÇ, E.: Die Haselmaus, *Muscardinus avellanarius* L., in der Türkei 419

NAUROIS, R. DE: Falconidae, Psittacidae et Strigiformes des îles de São Tomé et Principe (Golfe de Guinée) 429

KIZIROĞLU, I.: Biometrische Untersuchungen an vier Meisen-Arten (*Parus* spp.) in der Umgebung von Ankara 453

JOGER, U., & W. BISCHOFF: Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln 459

NILSON, G.: A new subspecies of the Asiatic pit viper *Agkistrodon halys* Pallas, 1776 (Serpentes, Viperidae) from Afghanistan 469

COIFFAIT, H.: *Philonthus* afghans du Muséum A. Koenig de Bonn avec description de quatre espèces nouvelles (Coleoptera, Staphylinidae) 477

BATTEN, R.: Two new *Ectasiocnemis* (Anaspidinae, Coleoptera Mordellidae) from Afghanistan and a case of synonymy 485

MERTENS, L. A. J. M., F. S. LUKOSCHUS & W. B. NUTTING: *Demodex huttereri* spec. nov. (Acarina: Prostigmata: Demodicidae) from the Meibomian glands of *Apodemus agrarius* (Rodentia: Muridae) 489

Buchbesprechungen 499

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Die Zeitschrift wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie. Mit Rücksicht auf die Sammlungen und Ziele des Museums werden Arbeiten über Wirbeltiere und Arthropoden bevorzugt angenommen.

Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können, zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Jahrgang (einschließlich Versandspesen). Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere gegen Erstattung der Herstellungskosten beziehen.

Die Verfasser von Beiträgen werden gebeten, ihre Korrespondenz an die Schriftleitung zu richten. Für die Bearbeitung von Kaufaufträgen und den Zeitschriftentausch ist die Bibliothek des Instituts zuständig. — Anschrift: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

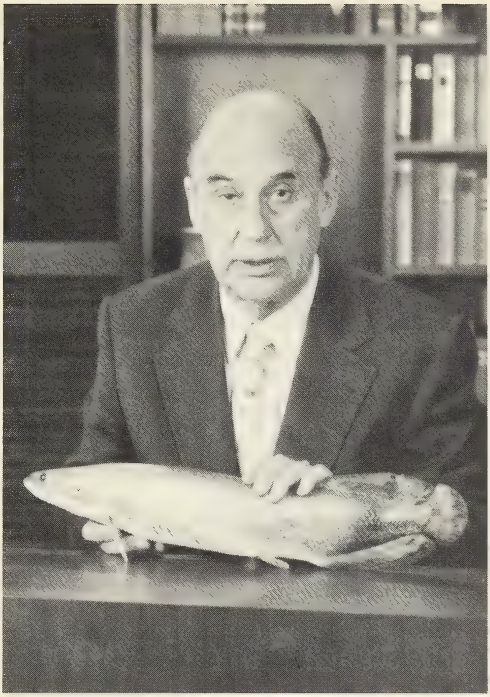
BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Jahrgang 34 1983 Heft 4

Am 18. November 1983 vollendete

Dr. Karl Heinz Lüling

sein 70. Lebensjahr.



1913 in Bochum geboren, studierte er an den Universitäten Bonn und Kiel Zoologie und promovierte 1940 in Kiel. Nach seiner Tätigkeit am Institut für Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg und anschließend als Stipendiat der Deutschen Forschungsgemeinschaft trat er 1954 seine Stelle am Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig an der damals neugeschaffenen Abteilung Ichthyologie an, die er leitete, bis er 1978 in den Ruhestand ging.

Bereits aus dem Thema seiner Dissertation, die sich mit dem Urogenitalsystem der Priapuliden befaßt, sowie aus seinen späteren Arbeiten zur Embryologie des Rotbarsches, aber auch aus seinen vorausgegangenen Aktivitäten (meeresbiologischer Kurs auf Helgoland) ersieht man, daß sein zentrales Interesse der Biologie der Lebenswelt des Wassers gilt.

Einen sehr stark prägenden Einfluß auf seine spätere Tätigkeit hatte seine Reise in das zu Peru gehörende Westamazonien 1959/60, wo er im Auftrage des Auswärtigen Amtes für das Peruanische Landwirtschaftsministerium die Biologie des dort fischereiwirtschaftlich bedeutsamen Arapaima gigas untersuchte. Das Bild zeigt ihn hier mit einem kleinen Exemplar dieses mehrere Zentner und über zwei Meter erreichenden Knochenzünglers. In der Folge unternahm er bis 1983 dreizehn Forschungsreisen zur Untersuchung der Süßwasser- und Brackwasserfischwelt Südamerikas: neunmal nach Westamazo-

nien (Peru), fünfmal Argentinien und dreimal Ostbrasilien. So bildet auch das südamerikanische Material den Schwerpunkt der von ihm aufgebauten Sammlung. Mehrere neue Arten, die er von seinen Reisen mitbrachte, wurden daher auch von Fachkollegen nach seinem Namen benannt. Er selbst untersuchte hauptsächlich die ökologischen und wasserchemischen Verhältnisse, unter denen die Fische leben.

Seine zahlreichen Veröffentlichungen fanden ihren Niederschlag nicht nur in Fachzeitschriften, sondern auch in lebensnahen Aufsätzen in populärwissenschaftlichen Magazinen und Aquarien-Zeitschriften, so daß er nicht nur für die Vermehrung des ichthyologischen Wissens, sondern auch für seine Verbreitung sorgte. Die Bände über die Knochenzüngler und über die Lungenfische in der Brehm-Bücherei sind sehr lehrreich und ansprechend geschrieben. Als Beispiele für das Bestreben, Aufschlüsse zu erbringen und das Wesentliche zu erfassen, seien hier seine Einerdungsexperimente an Lungenfischen und seine frühe Arbeit zum Spuckverhalten des Schützenfisches genannt.

Wie auch aus seinen Reisen zu ersehen ist, hat Lüling seine Forschungstätigkeit nach Ablauf seiner Dienstjahre nicht eingestellt, sondern eher noch verstärkt. 310 Publikationen in wissenschaftlichem und populärwissenschaftlichem Rahmen hat er bis zum jetzigen Zeitpunkt verfaßt. Trotz mancher Widrigkeiten und Schicksalsschläge hat er immer seinen ihm eigenen Optimismus und Humor zurückerlangt, was sicher eine Gewähr für die Fortsetzung seines Schaffens darstellt. In diesem Sinne wünschen ihm seine Kollegen am Institut noch viele gute Jahre.

K. Busse

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 4

Die Haselmaus, *Muscardinus avellanarius* L., in der Türkei

von

E. KIVANÇ

Ankara Üniversitesi, Fen Fakültesi Biyologi Bölümü

Einleitung

Die Haselmaus wurde erstmals von Nehring (1903) aus der Türkei gemeldet. Später beschrieb Miller (1908) nach einem Exemplar aus Khotz, Trabzon eine neue Art, *Muscardinus trapezius*. Ellerman (1948) untersuchte den Typus von *trapezius* und stellte diese Form als Unterart zu *Muscardinus avellanarius*. Weiteres Material aus der Osttürkei ist nicht bekannt. Osborn (1964) berichtete über fünf Haselmäuse aus der Umgebung von Abant (Westtürkei), die er als *M. avellanarius* bestimmte. Die Verbreitung und Taxonomie der Haselmaus in der Türkei ist also nur unzureichend bekannt. An der Klärung noch offener Fragen arbeitet der Verfasser seit 1979. Wesentliche Unterstützung erfuhr er dabei von der ,,Scientific and technical research council of Turkey'' (TÜBITAK, Projekt 467).

Material und Methode

Von 1979 bis 1982 wurden etwa 160 Tage im Gelände verbracht, um Material und ökologische Daten zu sammeln. Haselmäuse wurden mit Fallen gefangen (21 000 Falleneinheiten) oder aus Nestern lebend entnommen. Ein Teil der Tiere wurde über längere Zeit lebend in Gefangenschaft gehalten. Bei Khotz (heute: Coşandere, Vil. Trabzon), der Typuslokalität von *trapezius*, wurde 25 Tage lang gesammelt (2500 Falleneinheiten). Leider ist es heute sehr schwer, in der Nähe von Khotz Haselmäuse zu finden, da sich die Natur dort stark verändert hat. Ein Teil des Materials aus der Osttürkei stammt aus der Umgebung von Yomra, etwa 20 km Luftlinie von Khotz (Coşandere) entfernt. Dieses Material wird hier als topotypisch betrachtet. Innerhalb von vier Jahren sammelte ich in der östlichen Türkei 18 Exemplare und in der westlichen Türkei 27 Exemplare. Bälge und Schädel befinden sich in der Biologischen Abteilung der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Ankara (= FFBB), in der Sammlung des Verfassers (= E.K.) und im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (= ZFMK). Das Material wurde nach dem Abnutzungsgrad der Backenzähne und dem Überwinterungszustand in drei Altersgruppen aufgeteilt, a) juvenil, b) subadult, c) adult.

Adulte Männchen und Weibchen einer Stichprobe wurden mit Hilfe einer Varianzanalyse verglichen, geschlechtsspezifische Unterschiede wurden nicht festgestellt. Männchen und Weibchen wurden daher für die Vergleiche zusammengefaßt. Am Schädel wurden 23 Maße genommen, außerdem wurde die Länge und Breite der oberen und unteren Molaren gemessen. Alle Maße in mm. Die Farbbeschreibungen orientieren sich an Ridgway (1912).

Zum Vergleich mit dem türkischen Material standen Haselmäuse aus der Sammlung des Museum Alexander Koenig und aus der Sammlung von Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn, zur Verfügung. Dieses Material repräsentiert folgende Unterarten:

Muscardinus avellanarius avellanarius (Linnaeus, 1758): Bundesrepublik Deutschland (25 Bälge, 26 Schädel);

Muscardinus avellanarius speciosus (Dehne, 1855): Italien (15 Bälge, 14 Schädel);

Muscardinus avellanarius zeus Chaworth-Musters, 1932: Griechenland (1 Balg mit Schädel, 69 Unterkiefer, 33 Oberkiefer aus Gewöllen);

Muscardinus avellanarius kroecki Niethammer & Bohmann, 1950: Bulgarien (1 Balg, Holotypus ZFMK 74.272).

Ergebnisse

Die Verbreitung von *Muscardinus avellanarius* in der Türkei nach alten und neuen Fundorten zeigt die Abbildung 1. In Thrazien konnten bisher keine Haselmäuse gefunden werden, obwohl dort 20 Tage lang gesammelt wurde. Es gibt dort wenig Laubwälder, und die vorhandenen sind sehr alt.

In der Türkei kommt die Haselmaus im allgemeinen in Wäldern vor, die aus jungen Laubbäumen wie Buche, Esche, Erle, Kastanie u. a. bestehen. Sie lebt dort auch im Aufwuchs von Lichtungen und Waldschlägen oder im Gebüsch der Waldränder.

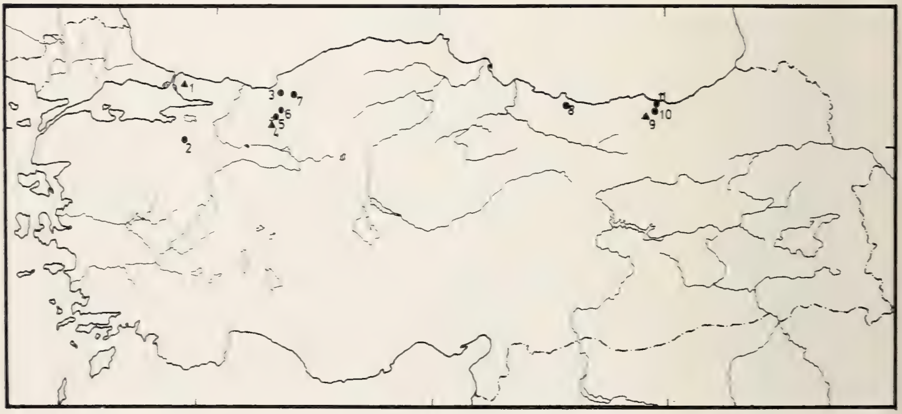


Abb. 1: Fundorte der Haselmaus in der Türkei nach Literaturangaben (Dreiecke) und eigenem Material (Punkte). 1 Alemdağ (Nehring 1903), 2 Uludağ, Bursa, 3 Köseköy, Bolu, 4 Abant-See (Osborn 1966), 5 Soğuksu, Bolu, 6 Yenicefelakettinköyü, Bolu, 7 Yığılca, Bolu, 8 Ulubey, Ordu, 9 Coşandere = Khotz (Miller 1908), 10 Sancakmevkii, Trabzon, 11 Yomra, Trabzon.

Die türkischen Haselmäuse variieren in Größe und Färbung. Sie repräsentieren zwei morphologisch distinkte Formen, die im Folgenden beschrieben werden.

Muscardinus avellanarius trapezius Miller, 1908

Material (18): Yomra (Trabzon), 17.X.1980, 1♀; 6.XII.1980, 1♀; 24.I.1981, 1♂; 26.II.1981, 1♀; 20.—30.III.1981, 2♀; 11.—15.IV.1981, 2♀; 3.IX.1981, 1♀; 28.II.1982, 1♀; 14.III.1982, 1♂; 13.IV.1982, 1♂; 17.IV.1982, 1♀; 4.—14.V.1982, 2♀; 22.VIII.1982, 1♀; 13.XII.1982, 1♀; Ulubey (Ordu), 6.VII.1982, 1♀. Von allen Exemplaren Bälge und Schädel in der Sammlung E.K.

Maße: Tabellen 1—2.

Da *trapezius* bis heute nur vom Typus, der im Britischen Museum in London aufbewahrt wird, bekannt war, erlaubt das umfangreiche neue Material eine bessere Definition dieser Unterart. Äußerlich ist *trapezius* durch eine scharfe Trennung zwischen Ober- und Unterseitenfärbung charakterisiert. Die Rückenfarbe des Winterfells variiert zwischen rötlich Cinnamon-Rufous (Ridgway, Pl.XIV) bis gelblich Orange-Cinnamon (Pl.XXIX). Das Sommerfell ist hell Hazel (Pl.XIV). Die Schwanzhaare sind lang, dicht und an der Schwanzspitze dunkel gefärbt. Der Schädel (Abb. 2) ist klein, zierlich und im Occipitalbereich deutlich abgerundet. Die Jochbögen verlaufen meist parallel zueinander, nicht oval. Die Ohrblasen (Bullae) sind klein, worauf Ellerman (1948) hinwies. Im vorliegenden Material beträgt ihre Länge 5.2 (4.9—5.6, n = 9). Die oberen und unteren Molaren sind auffällig klein (Abb. 3, 4) und unterscheiden darin *trapezius* von allen anderen Unterarten. Die Verbreitung von *M. a. trapezius* ist nach bisheriger Kenntnis auf die östliche Türkei beschränkt. Die neuen Funde stammen aus tiefen Lagen (0—100 m) am Südufer des Schwarzen Meeres. Die Höhenlage der Typuslokalität wurde von Miller (1908) nicht angegeben, der heutige Ort Coşandere liegt auf etwa 500 m Meereshöhe. Offenbar unterscheidet sich die Unterart *M. a. trapezius* auch ökologisch von den westtürkischen Haselmäusen, die nachfolgend beschrieben werden als

Muscardinus avellanarius abanticus subspec. nov.

Holotypus: Adultes ♀, Balg und Schädel, Soğuksu, 1100 m, Abant See, Türkei, 5.VII.1981, leg. Erkut Kıvanç, E.K. 136; deponiert in der Biologischen Abteilung der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Ankara, Nr. FFBB 9274.

Paratypen: Soğuksu, 2.—5.VII.1980, 4♀ (4 Bälge und Schädel), 1♂ (Balg und Schädel), FFBB 9275—9278 und ZFMK 83.128; 2.—6.VIII.1980, 2♀ (2 Bälge und Schädel), 3♂ (3 Bälge und Schädel), FFBB 9279—9282 und ZFMK 83.127; 6.VII.1981, 1♂ (Balg und Schädel), FFBB 9283.

Weiteres Material (15 Bälge, 14 Schädel): Akçaalanköyü (Bolu), 12.VI.1979, 1♀; Uludag (Bursa), 6.VII.1979, 2♂; Köseköy (Bolu), 19.—20.VII.1979, 2♂; Yığılca, 20.VII.1979, 1♀, 1♂; Yenicefelakettinköyü (Bolu), 7.VI.1980, 1♂; 28.IV.1981, 1♀; 23.—24.V.1981, 1♂, 1?; 8.IX.1981, 1♀; 21.—31.XI.1982, 1♂, 1♀; 7.II.1982, 1♀. Sammlung E.K.

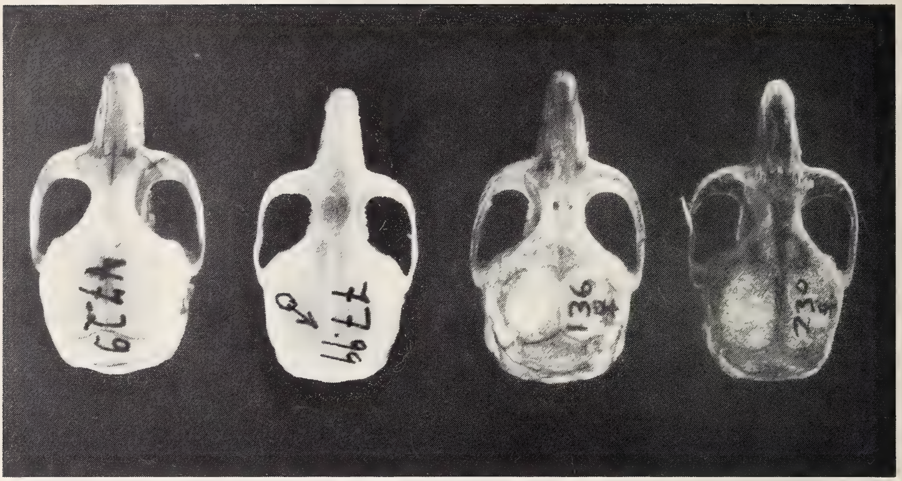


Abb. 2: Vergleich der Schädel von *Muscardinus avellanarius* aus vier Unterarten. Von links nach rechts: *avellanarius* (ZFMK 47.29), *zeus* (ZFMK 77.99), *abanticus* ssp.n. (Holotypus, FFBB 9274), *trapezius* (E.K. 230). Foto: E. Schmitz (Museum Alexander Koenig).

Diagnose: Dunkle Körperoberseite und helle Unterseite an den Flanken scharf getrennt. M_3 mit vier Wurzeln. Schädel und Molaren (M^2, M^3, M_2, M_3) größer als bei *trapezius*. Verlauf der Jochbögen oval.

Körper- und Schädelmaße: Tabellen 1—2.

Beschreibung des Holotypus: Rückenfarbe hell gräulich, Cinnamon-Brown (Pl.XV), Bauchfarbe gräulich Orange-Buff (Pl.III). Kopfoberseite und Ohren intensiver rötlich braun als der Rücken. Maße: Kopf-Rumpflänge 86, Schwanzlänge 70, Hinterfuß 18, Ohr 13, Gewicht 17 g, Occipitonasallänge 24.6, Condylobasallänge 22.4, Jochbogenbreite 13.9, Interorbitale Breite 3.3, Gehirnkapselhöhe 7.3, Basallänge 22.2, Diastema 5.9, Länge der Bulla 5.9, Länge der oberen Zahnreihe 4.8, Länge der unteren Zahnreihe 4.6, Unterkieferlänge 15.5, Nasalialänge 9.2.

Beschreibung: Im Sommerkleid ist der Rücken gräulich Buffy Brown (Pl.XL) bis Cinnamon Brown gefärbt, der Bauch hellgrau Orange Buff. Im Winterfell ist der Rücken rötlich grau Hazel, der Bauch hell Capucine Orange (Pl.III). Die Oberseite des Kopfes und die Ohren sind intensiver rotbraun gefärbt als der Rücken. Ober- und Unterseite sind an den Flanken scharf getrennt. Der Brustfleck ist weiß und verläuft bis zur Kehle, zum Teil auch bis unter die Augen und an den Hinterrand der Vibrissenfelder. Die Schnurrhaare sind an der Basis dunkel, zur Spitze hin heller gefärbt. Hand- und Fußrücken etwas heller als das Rückenfell, Zehen und Finger mit schmutzig-weißen

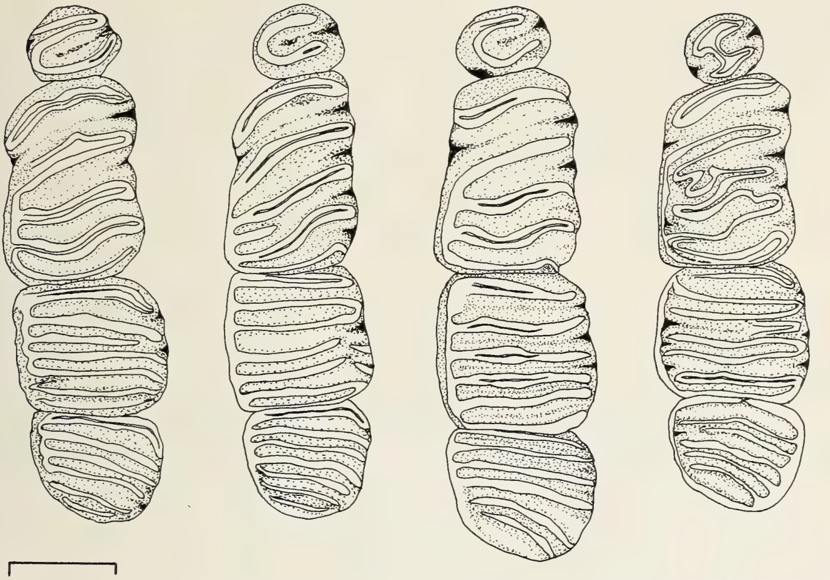


Abb. 3: Vergleich der oberen Molaren der Unterarten von *Muscardinus avellanarius*. Von links nach rechts: *avellanarius* (ZFMK 47.29), *zeus* (ZFMK 77.99), *abanticus* ssp.n. (Holotypus, FFBB 9274), *trapezius* (E.K. 230). Maßstab 1 mm.

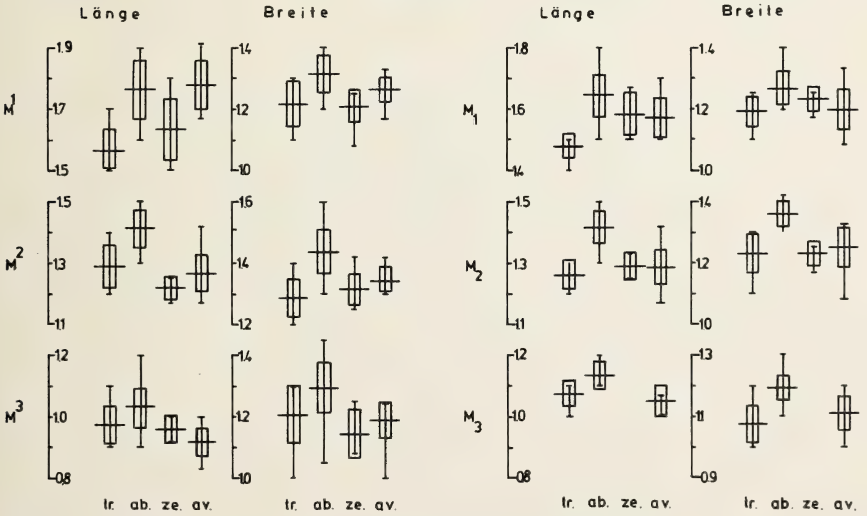


Abb. 4: Vergleich von Zahnmaßen (Länge und Breite) der oberen Molaren der vier Unterarten *trapezius* (tr.), *abanticus* ssp.n. (ab.), *zeus* (ze.) und *avellanarius* (av.). Aufgetragen sind der Mittelwert, die Standardabweichung und die Variationsbreite.

Haaren besetzt. Der Schwanz ist deutlich zweifarbig, oberseits wie das Rückenfell, unterseits wie das Bauchfell gefärbt; die Schwanzspitze schwärzlich. Insgesamt ist der Schwanz relativ dünn behaart. Der Schädel ist groß. Die Länge der Bulla beträgt im vorliegenden Material 6.0 (5.6—6.2, n = 7). Die Jochbögen verlaufen mehr oder weniger oval. Zähne und Zahnreihen sind ebenfalls groß. Der dritte untere Molar hat vier Wurzeln.

Verbreitung: Gebirge der NW-Türkei in Höhenlagen von etwa 900 bis 1500 m.

Diskussion: Die türkischen Haselmäuse unterscheiden sich von den europäischen Formen *avellanarius* und *zeus* äußerlich darin, daß die Oberseite des Felles an den Flanken scharf gegen die Unterseite abgesetzt ist. Dies ist auch bei der italienischen Form *speciosus* der Fall, diese ist aber durch ihre leuchtend orangerote Fellfärbung und andersartige Gesichtszeichnung von allen anderen Formen verschieden (vgl. Witte 1962, Storch 1978). Bei *avellanarius* und *zeus* ist der Übergang gleitend, niemals ist eine deutliche Trennungslinie erkennbar. Bei dem untersuchten Material von *avellanarius* aus Mitteleuropa variiert die Rückenfarbe des Winterfells zwischen rötlich Tawny (Pl.XV) und gräulich Sudan Brown (Pl.III), die des Sommerfells zwischen rötlich Hazel und gräulich Sayal Brown (Pl.XXIX). Die Bauchfärbung ist im Winterfell hell Zinc Orange (Pl.XV), im Sommerfell hell Zinc Orange bis grau Ochraceous-Salmon (Pl.XV). Die Schwanzhaare sind länger und dichter als bei *abanticus* ssp.n.. Die Variation der Färbung ist allerdings recht groß, was ihren Wert als Diagnosemerkmal mindert. Der Übergang von dorsaler zu ventraler Färbung ist jedoch immer gleitend und grenzt *avellanarius* und *zeus* von den türkischen Formen ab.

Herold (1958) stellte bei europäischen Haselmäusen fest, daß der dritte untere Molar stets drei Wurzeln hat, entsprechend sind im Unterkiefer drei Alveolen ausgebildet. Bei allen 26 Exemplaren von *abanticus* ssp.n. wurden dagegen vier Wurzeln am M_3 festgestellt. Weitere Unterschiede zu *avellanarius* betreffen die Längen und Breiten der Molaren M^2, M^3, M_2, M_3.

Von der griechischen Form *zeus* standen ein Balg und ein Schädel aus dem Museum Koenig, Gewöllschädel von Nikopolis aus der Sammlung J. Niethammer sowie die Angaben von Ondrias (1966) zur Verfügung. In der Färbung ähnelt *zeus* mitteleuropäischen *avellanarius*. Schädel- und Zahnmaße von *zeus* sind aber deutlich kleiner als bei *avellanarius* und *abanticus* ssp.n. (Tabellen 1, 2 und Abbildung 4). Die Haselmäuse von Korfu, die Niethammer (1962) zu *zeus* gestellt hat, unterscheiden sich von *abanticus* ssp.n. in der Länge der unteren Zahnreihe und der Länge des ersten oberen Molaren. Außerdem haben die Haselmäuse von Korfu zu 68 % (n = 40) drei Wurzeln am M^1, die türkische *abanticus* ssp.n. dagegen zu 87,5 % (n = 24) vier Wurzeln.

Der Holotypus von *kroecki* aus Bulgarien wurde untersucht, er scheint mir

Tabelle 1: Körper- und Schädelmaße von *Muscardinus avellanarius*. Angegeben sind Mittelwert, Variationsbreite und Standardabweichung. Daten für vier Unterarten. Stichprobenumfang in Klammern

	avellanarius	*zeus*	*abanticus*	*trapezius*
Kopf-Rumpflänge	76.9±6.0 (11) 65—83	69.8±10.3 (5) 58—81	80.6±3.8 (22) 71—87	74.7±4.4 (11) 69—83
Schwanzlänge	69.3±6.9 (11) 53—57	63.6±11.6 (5) 45—74	65.2±4.2 (20) 54—73	66.8±3.1 (9) 62—72
Hinterfußlänge	16.5±0.8 (11) 15—17	15.6±1.1 (5) 14—17	16.5±0.9 (22) 14—18	16.0±0.9 (11) 14—17
Ohrlänge	14.2±1.0 (06) 12.5—15	11.4±0.9 (4) 10—12	11.6±0.7 (22) 10—13	11.4±0.8 (11) 10—12
Occipitonasallänge	24.0±6.2 (17) 22.6—25.1	—	24.0±0.6 (20) 23.2—25.7	23.0± (11) 21.6—24.1
Condylobasallänge	22.2±0.5 (18) 21.2—23.2	20.7±0.8 (4) 19.9—21.8	22.4±0.7 (21) 20.8—24.0	21.3±0.8 (11) 19.7—22.4
Jochbogenbreite	13.6±0.4 (15) 12.5—14.2	12.7±0.5 (3) 12.1—13.0	13.7±0.5 (20) 12.8—14.7	12.5±0.8 (10) 11.3—13.6
Interorbitale Breite	3.4±0.2 (18) 3.1—3.8	3.5±0.2 (8) 3.2—3.8	3.5±0.1 (23) 3.3—3.7	3.4±0.1 (11) 3.3—3.7
Gehirnkapselhöhe	7.5±0.3 (17) 6.9—8.0	6.9 (1)	7.3±0.1 (21) 7.2—7.7	7.0±0.2 (11) 6.7—7.4
Basallänge	20.9±0.5 (17) 20.2—22.0	20.0 (1)	20.9±0.7 (21) 19.0—22.4	19.7±0.9 (11) 18.2—20.7
Nasalialänge	8.0±0.3 (17) 7.6—8.6	6.7±0.8 (3) 6.1—7.6	8.2±0.4 (22) 7.6—9.2	7.9±0.4 (11) 7.3—8.8
Diastema	6.3±0.2 (18) 5.7—6.7	5.4±0.1 (12) 5.1—5.7	6.0±0.3 (23) 5.7—6.7	5.9±0.4 (11) 5.3—6.4
Länge d. oberen Molarenreihe	4.5±0.1 (18) 4.2—4.7	4.4±0.2 (13) 4.2—5.0	4.7±0.1 (23) 4.5—5.0	4.3±0.2 (11) 4.0—4.6
Länge d. unteren Molarenreihe	4.2±0.1 (17) 4.0—4.5	4.3±0.1 (5) 4.2—4.4	4.5±0.1 (23) 4.3—4.7	4.1±0.1 (11) 4.0—4.4
Unterkieferlänge	14.6±0.5 (17) 13.6—15.4	13.1±0.2 (6) 12.9—13.5	14.7±0.5 (23) 14.0—15.8	14.0±0.4 (11) 13.4—14.7

in Übereinstimmung mit Witte (1962) und Ondrias (1966) keine valide Unterart zu repräsentieren.

Schließlich bleibt *abanticus* ssp.n. noch von *trapezius* abzugrenzen. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß Miller (1908) und Ellerman (1948) die kleinen Bullae von *trapezius* betonten. Diese Beobachtung läßt sich am neuen Material voll bestätigen. Wie die Abbildungen und Tabellen zeigen, ist *trapezius*

Tabelle 2: Zahnmaße von *Muscardinus avellanarius*.

	avellanarius n = 18	*zeus* n = 4–12	*abanticus* n = 21–23	*trapezius* n = 10–11
Länge M^1	1.78±0.08 1.7–1.9	1.64±0.1 1.5–1.8	1.76±0.09 1.6–1.9	1.57±0.06 1.5–1.7
Breite M^1	1.26±0.04 1.2–1.3	1.21±0.05 1.1–1.25	1.31±0.06 1.2–1.4	1.22±0.07 1.1–1.3
Länge M^2	1.27±0.06 1.2–1.4	1.22±0.04 1.2–1.25	1.41±0.06 1.3–1.5	1.29±0.07 1.2–1.4
Breite M^2	1.34±0.03 1.3–1.4	1.31±0.05 1.25–1.4	1.44±0.07 1.3–1.6	1.29±0.06 1.2–1.4
Länge M^3	0.92±0.04 0.8–1.0	0.96±0.05 0.9–1.0	1.03±0.06 0.9–1.2	0.98±0.06 0.9–1.1
Breite M^3	1.19±0.06 1.0–1.25	1.14±0.08 1.1–1.25	1.29±0.08 1.0–1.45	1.21±0.09 1.0–1.3
Länge M_1	1.57±0.06 1.5–1.7	1.58±0.07 1.5–1.7	1.64±0.07 1.5–1.8	1.48±0.04 1.4–1.5
Breite M_1	1.19±0.06 1.1–1.3	1.23±0.04 1.2–1.25	1.26±0.05 1.2–1.4	1.19±0.05 1.1–1.25
Länge M_2	1.29±0.06 1.2–1.4	1.29±0.05 1.25–1.3	1.42±0.05 1.3–1.5	1.26±0.05 1.2–1.3
Breite M_2	1.25±0.06 1.1–1.3	1.23±0.04 1.2–1.25	1.36±0.04 1.3–1.4	1.23±0.06 1.1–1.3
Länge M_3	1.05±0.05 1.0–1.2	—	1.13±0.04 1.1–1.2	1.07±0.04 1.0–1.1
Breite M_3	1.11±0.05 1.0–1.2	—	1.19±0.04 1.1–1.3	1.07±0.06 1.0–1.2

außerdem durch seine parallel gerichteten Jochbögen, kleinere Schädelmaße und vor allem durch kleine Zahnmaße charakterisiert. Auf Unterschiede in der Fellfarbe und der Schwanzbehaarung wurde hingewiesen. Nach den bisher vorliegenden Funden kommen beide Formen in unterschiedlicher Höhenlage vor, *abanticus* ssp.n. in den westtürkischen Gebirgen zwischen 900 und 1500 m, *trapezius* in tieferen Lagen der Nordosttürkei zwischen Meeresniveau und 500 m. Bei Trabzon kommen Haselmäuse am Ufer des Schwarzen Meeres vor. Ungeklärt sind noch die genaue Verbreitungsgrenze zwischen den beiden türkischen Formen und ihre Beziehungen zu den Haselmäusen des Kaukasus.

Danksagung

Mein Dank gilt der türkischen Forschungsgemeinschaft TÜBITAK, die meine Arbeiten finanziell und in Form eines Stipendiums unterstützte. Für die Möglichkeit, als

Gastforscher am Museum Alexander Koenig in Bonn zu arbeiten, danke ich Herrn Prof. Dr. G. Nobis. Herr Dr. R. Hutterer stellte das Vergleichsmaterial zur Verfügung, gab mir umfassende Informationen und korrigierte das Manuskript, wofür ich herzlich danke. Herr Prof. Dr. J. Niethammer stellte Material aus seiner Privatsammlung zur Verfügung, wofür ich ebenfalls herzlich danke. Weiterhin danke ich Herrn Prof. Dr. T. Karabağ, Frau Prof. Dr. S. Karol, Frau Prof. Dr. B. Mursaloğlu und Herrn Doç. Dr. A. Koçak für ihre Unterstützung.

Zusammenfassung

Neue Daten zur Verbreitung und Taxonomie der Haselmaus in der Türkei werden präsentiert. *Muscardinus avellanarius* kommt im Westen der Türkei im Gebirge vor, während die Art im Osten in tieferen Lagen am Südufer des Schwarzen Meeres gefunden wurde. Zwei Unterarten werden unterschieden: *trapezius* für die osttürkischen Populationen und *abanticus* subsp. n. für die westtürkischen Haselmäuse. Die Morphologie beider Formen wird beschrieben und mit der europäischer Formen verglichen.

Summary

New data on the distribution and taxonomy of *Muscardinus avellanarius* in Turkey are presented. Hazel dormice were found in the mountains of western Turkey and in the lowlands of eastern Turkey along the southern border of the Black Sea. Two subspecies are recognized: *trapezius* for the hazel mice of eastern, and *abanticus* subsp. n. for those of western Turkey. The morphology of both forms is described and compared to European forms.

Literatur

Ellerman, J. R. (1948): Key to the rodents of south-west Asia in the British Museum collection. — Proc. zool. Soc. Lond., 118: 765—816.

Herold, W. (1958): Die Variabilität der Zahnwurzeln bei Schläfern (Muscardinidae). — Zool. Beitr., N.F., 4: 77—82.

Miller, G.S. (1908): New mammals from Asia Minor. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 1: 69—70.

Nehring, A. (1903): *Muscardinus avellanarius* und *Myoxus glis orientalis*, nov. subsp., aus Kleinasien. — Sitzb. Ges. naturf. Frde, 4: 187—188.

Niethammer, G., & L. Bohmann (1950): Bemerkungen zu einigen Säugetieren Bulgariens. — Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (Klatt-Festschrift), Leipzig: 655—671.

Niethammer, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. — Bonn. zool. Beitr., 13: 1—49.

— (1974): Zur Verbreitung und Taxonomie griechischer Säugetiere. — Bonn. zool. Beitr., 25: 28—55.

Ondrias, J. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. — Säugetierkdl. Mitt., 14, Sonderheft.

Osborn, D.J. (1964): The hare, porcupine, beaver, sqirrels, jerboas, and dormice of Turkey. — Mammalia 28: 573—592.

Ridgway, R. (1912): Color standards and color nomenclature. — 43 pp., 53 pls., Washington.

Sidorowicz, J. (1959): Über Morphologie und Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.) in Polen. — Acta theriol., 3: 75—91.

Storch, G. (1978): *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus, 1758) — Haselmaus. — In: Niethammer, J., & F. Krapp: Handbuch der Säugetiere Europas, 259—280. Wiesbaden.

Witte, G. (1962): Zur Systematik der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.). — Bonn. zool. Beitr., 13: 311—320.

Anschrift des Verfassers: Dr. Erkut Kıvanç, A. Ü. Fen Fakültesi Biyologi Bölümü, Beşevler, Ankara, Türkei.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 4

Falconidae, Psittacidae et Strigiformes des îles de São Tomé et Principe (Golfe de Guinée)

par

RENÉ DE NAUROIS

Les îles de São Tomé et Principe sont de type océanique. Situées face au Gabon, leur superficie est de 857 km² pour S. Tomé, 139 km² pour Principe. Les points culminants atteignent les altitudes de 2024 et 948 m respectivement. Il y a 2 saisons pluvieuses: de février à mai (inclus) et de septembre (inclus) à décembre. A S. Tomé la saison «sèche» (gravana) de 3 mois est encore pluvieuse dans le centre (effet du relief) et sur les versants S («au vent»); la petite saison «sèche» (gravanito) de janvier est caractérisée par des précipitations moins importantes que celles des saisons humides. Le climat de Principe diffère peu de celui de l'île voisine. Dans les deux îles la forêt primaire n'occupe plus que quelques dizaines de km²: dans les parties hautes et, par endroits, aux altitudes moyennes.

Falconidae

Il n'est guère possible de présenter une liste des espèces de Falconidae (ou, plus généralement, d'Accipitriformes) qui sont reproductrices dans la partie du continent africain qui fait face aux îles du Golfe de Guinée. En effet si les formes présentes ont bien été identifiées la preuve de leur nidification dans la région considérée n'a pas toujours été apportée. C'est donc de 15 à 20 espèces, au maximum, qu'il pourrait s'agir; nombre d'entre elles, étant bien incapables de s'indigèner sur des îles océaniques d'aussi faible superficie que S. Tomé et Principe (ceci exclut en premier lieu les Vautours et les Aigles qui auraient pu venir du Sud-Nigerien et du Sud-Camerounais). Pour ce qui concerne les autres, leur absence sur les îles est difficilement explicable. Sur l'île «continentale» de Fernando Po (dont l'étendue est plus de 2 fois celle de S. Tomé) les prospections les plus récentes (Eisentraut 1973) ne font état que de trois formes: *Accipiter toussenelli lopesi* (Alexander) (abondant), *Gypohierax angolensis*, *Milvus migrans*. Et c'est ce dernier seul que l'on trouve à São Tomé et Principe. Pourquoi de petits rapaces comme *Falco tinnunculus*, *Kaupifalco monogrammicus*, ou même *Accipiter melanoleucus* n'ont-ils pu coloniser les îles? Ce problème, que je n'aborderai pas ici, entre dans le cadre général des vicissitudes que rencontre l'expansion des faunes quand celles-ci ont à franchir des bras de mer.

Tableau I. Reproduction de *Milvus migrans parasitus* à S. Tomé.

Lieu	Date de l'observation	Observateur	Objet	Remarques	Date estimée de la ponte (R.N.)
alt. basse	mars—avril 1970	Naurois	3 ad.	gonades non développées	
	5/3—28	Correia	♂ ad.	test. développés	début d'activité sexuelle
	29/5—28	id.	♀ ad.	ovocytes de petites dimensions	
	29/6—28 (saison sèche)	id.	♀ ad.	ovocytes développés	
	13 et 16/7—28 (saison sèche)	id.	♀ ad.	ovocytes développés	
alt. moyenne	fin juillet 1963 (saison sèche)	Naurois	ad. au nid	s'échappa pendant l'ascension de l'arbre: l'aire ne put être atteinte	occupation du nid; incubation peut-être commencée
alt. moyenne	3/8—63	id.	♀ ad.	ovocytes de petites dimensions	
Porto Alegre alt. basse	11/12—70	id.	1 pull.	bien emplumé	mi-septembre
Bernardo Faro alt. 300 m	20/12—70	id.	ponte/2	presque à éclosion	mi-novembre (tardive!)
	27 et 31/12—28	Correia	2 ♂ ad.	gonades non développées	(élevage des jeunes, puis régénération)

Milvus migrans parasitus (Daudin)

Ce Milan, répandu dans toute l'Afrique tropicale, est présent sur les 4 îles du Golfe de Guinée: Annobon, São Tomé, Principe et Fernando Po.

Sur la petite île d'Annobon, il fut identifié (novembre 1892 à janvier 1893) d'abord par Francisco Newton, collecteur envoyé dans le Golfe de Guinée par les Musées du Portugal (in Barboza du Bocage 1893, p. 44, et 1903) ensuite par Leonardo Fea (in Salvadori 1903, p. 44). Il ne figure pas dans la liste dressée en février 1909 par Boyd Alexander (in Bannerman 1915, p. 231). En 1959, H. Fry le nota seulement comme «vagrant» (Fry 1961).

A Fernando Po *Milvus migrans* n'a été que rarement observé; ce qui est assez étrange. «Recorded by early collectors, écrivent D. Amadon & A. Basilio (1957, p. 2), but not obtained by Correia and not seen by Basilio during five years of observation. Perhaps only a straggler . . .» De fait, M. Eisentraut, au cours de ses explorations de 1962—1963 et 1966—1967, ne le rencontra que pendant la saison sèche et par individus isolés (1973, p. 118). Il le classa parmi les «Saison-wanderer» (p. 298).

A São Tomé

Signalé dès la fin du siècle dernier. De bonnes séries de spécimens furent envoyées aux musées du Portugal par Newton, aux musées d'Italie par Fea, à ceux des Etats-Unis par Correia. En 1949, D. Snow (1950, p. 584) trouva le Milan très commun aux alentours du port de la ville ainsi que dans les plantations voisines des côtes.

La situation n'a pas changé fondamentalement depuis lors. Il est clair que l'expansion humaine au cours des dernières dizaines d'années, l'importance plus grande prise par la «Cidade», les ports et les installations de pêcheries, offrent à ce rapace des possibilités accrues. Pour ma part je ne l'ai pas observé seulement au-dessus de la rade de S. Tomé, décrivant interminablement ses cercles et piqués, ainsi que dans les plantations de Cocotiers et jusque dans l'extrême sud de l'île mais aussi, quoique rarement, en forêt à altitude moyenne (600—800 m).

Le cri ne diffère pas de celui qu'on entend en Afrique continentale; mais l'oiseau se montre beaucoup plus silencieux que dans les banlieues de grandes villes comme Dakar (où il surabonde) et de petites villes comme St-Louis du Sénégal, Ziguinchor ou Bissau.

Alimentation

Une femelle, obtenue par moi-même le 3/8—1963, avait ingéré un gros crustacé. Un jeune pris au nid le 11/12—1970 avait l'estomac bourré de pulpe de fruits d'*Elaeis guineensis*. Bien entendu, poissons morts et déchets de toute sorte entrent pour une bonne part dans le régime alimentaire. Aucune preuve encore de prédation sur les Rats, qui pourtant pullulent dans les plantations.

Reproduction

Les aires, haut placés dans les grands arbres, ressemblent en tous points à celles que l'on trouve sur le Continent: faites de brindilles épaisses et solidement entrelacées; coupes peu profondes et garnies de fibres, pailles et chiffons. Les oeufs présentent le «pattern» habituel, où abondent filaments et vermiculations. Les pontes comprennent, comme ailleurs, 2 ou 3 oeufs.

Touchant l'époque de la reproduction on ne disposait, jusqu'en 1963, que de quelques remarques sur l'état des gonades, inscrites au dos des étiquettes, pour 6 spécimens collectés par Correia. J'ai pu découvrir et inventorier quelques aires. Le Tableau I présente l'état actuel de la question.

Il en ressort que la ponte intervient au plus tôt au milieu de la saison sèche (juillet). Elle passe sans doute par un temps fort pendant les pluies du 2ème semestre (septembre à novembre). Et l'époque de régénération se place pendant les mois du premier semestre (février à mai).

A Principe

La présence de ce Milan à l'île du Prince avait été signalée par Keulemans (1866): « . . . apparaît souvent sur la côte S . . . Aussitôt les perroquets l'attaquent, le poursuivent, le tuent . . .» mention qui semble être passée inaperçue des auteurs ultérieurs. Ni F. Newton, ni L. Fea ni B. Alexander ni D. Snow ne rencontrent *Milvus migrans*. A ma connaissance c'est F. Frade qui, en 1954, fut le premier à le retrouver (1956). Mais jusqu'à la fin des années '60 on pouvait douter qu'il fut nicheur dans l'île; surtout s'il était vrai que les Perroquets Gris fussent pour lui des ennemis implacables.

Il faut croire que les deux espèces ont fini par s'habituer l'une à l'autre; car jamais, au cours de mes séjours à Principe (de 1970 à 1973), je n'ai été témoin d'un combat quelconque. Les Milans sont nombreux au-dessus des plantations du N de l'île. A S. Antonio on ne peut sortir de sa maison, le matin ou le soir, sans apercevoir une demi-douzaine, voire une dizaine de Milans au-dessus de la Baie, des jardins ou des terrains vagues. En outre j'ai découvert en forêt secondaire (dense), à basse altitude, deux grandes aires de buchettes et brindilles (assez délabrées), très haut placées dans les plus grands arbres, qui ne pouvaient être attribuées qu'à *Milvus migrans*. Une nidification plus importante a probablement lieu dans les forêts qui couvrent les montagnes de la moitié méridionale de l'Ile — forêts d'accès difficile, inhabitées par l'Homme et dont je n'ai pu explorer qu'une faible partie. Il reste que le bilan est faible — deux aires seulement — si l'on tient compte des longues journées consacrées à leur recherche! Mais d'une part les Erythrines qui procurent l'ombre dans les plantations de Cacao sont fort touffues, et d'autre part, les essences de grande forêt forment un couvert extrêmement épais, de sorte que les nids, fussent-ils de grande taille, sont difficiles à distinguer.

En résumé

1 — *Milvus migrans* est bien représenté à S. Tomé. Est-il bien implanté à Principe? Ce n'est pas certain. Présent il y a plus de cent ans, retrouvé en 1954, mais apparemment inexistant dans l'intervalle, il ne fait peut-être dans cette île que des séjours plus ou moins prolongés, entrecoupés de longues absences. Ce qui expliquerait la rareté des nidifications.

2 — Son écologie dans ces îles ne paraît pas différer de celle qui caractérise l'espèce sur le Continent. De part et d'autre elle remplit une fonction de voirie, se nourrit de poissons et de rebuts, aussi de noix de Palme (tandis qu'elle paraît négliger les Rongeurs!).

3 — Reproduction de juillet à janvier (S. Tomé). Les pontes de novembre, les plus tardives, se placent en pleine saison des pluies.

Psittacidae

Le Continent africain, pauvre en Psittacidae si on le compare à l'Amérique du Sud ou à l'Australie, est habité par deux *Poicephalus*, un *Psittacus*, une *Psittacula*, et six *Agapornis*. Sont présentes dans la partie équatoriale et occidentale, face aux îles du Golfe de Guinée, toutes les espèces des trois premiers genres, mais seulement 2 espèces du dernier. Les îles du Golfe de Guinée, elles, ne sont habitées que par deux formes: *Psittacus erithacus* à Fernando Po et à l'île du Prince; mais aussi, comme j'ai pu l'établir, à São Tomé — *Agapornis pullaria* à São Tomé; mais cette espèce a aussi habité Principe jusqu'à une date comprise entre 1865 et 1895.

L'«Atlas of speciation in African Non Passerine Birds» (1978) fait encore figurer Fernando Po parmi les localités où *A. pullaria* serait résidente. Il faut pourtant rappeler que Correia ne l'y rencontra point (Amadon 1953, p. 416), que Eisentraut (1973) ne la mentionne pas, et qu'Amadon & Basilio écrivaient déjà en 1957 «evidently no longer exists on Fernando Po».

Agapornis p. pullaria (Linné)

Cette perruche a une large répartition en Afrique, de la région intertropicale guinéenne à l'Angola. On a distigué *A. p. guineensis* [= *A. p. pullaria*] en Côte d'Ivoire, Nigéria, Cameroun, Congo, et *A. p. pullaria* [= *A. p. ugandae*] en Afrique centrale, Ouganda et Abyssinie occidentale.

A l'Ile du Prince

Keulemans (1866, p. 382) nota *Agapornis pullaria* dans les parties non cultivées de l'île, par groupes pouvant comprendre une dizaine d'individus. Ces

Tableau II. Reproduction d'*Agapornis pullaria* à S.Tomé (repos = gonades peu développées).

Date	Observateur	Objet	Remarques	Date estimée de la ponte (R.N.)
4/6—73	Naurois	♀ ad.	repos	
29/6 au 3/8—28	Correia	16 ♂ et 5 ♀ ad.	repos	
3/7—28	id.	♀ ad.	grappe ovar. développée	?
6/7—73 et 18/8—72	Naurois	♂ et ♀	repos	
8/11—28	Correia	♂ ad.	repos	
24/11—70	Naurois	pull./2	plumes en croissance	mi-octobre
26/11—70	id.	pull./3	non emplumés	fin octobre
nov. 1970	id.	pull./5	près de l'envol	fin octobre
26/11—70	id.	ponte/2	1 oeuf pourri, 1 oeuf relativement frais (nid récemment abandonné)	début novembre?
10 au 14/12—70	id.	3 ♂ et 1 ♀	repos	
20/12—70	id.	ponte/3	frais	mi-décembre
24/1—70	id.	2 ♂ et 3 ♀	repos	
6 au 11/3—28 et 9/3—29	Correia	1 ♂	test. développés	janvier ou février
11/4—70	Naurois	♂ et ♀ ad.	repos	

oiseaux se montraient farouches. L. Fea, en 1900, ne retrouva pas l'espèce, non plus qu'aucun des observateurs ultérieurs. Cette disparition est difficile à expliquer. Certes l'espèce a toujours été très recherchée comme oiseau de cage; mais à São Tomé, où l'on continuait à la capturer à l'époque de mes visites (1963—1972), elle n'était nullement menacée d'extinction. D'autre part, on ne voit pas comment la présence à Principe du Perroquet Gris (*Psittacus erithacus*), beaucoup plus volumineux et pesant, aurait pu entraîner une compétition fatale pour *Agapornis pullaria*.

A São Tomé

F. Newton expédia au Portugal non seulement des spécimens mais aussi 3 oeufs blancs, dont Barboza du Bocage fit état dans un article de 1903 (p. 73). En 1900, L. Fea collecta un mâle et 2 femelles (Salvadori 1903, p. 35). En 1909, B. Alexander obtint 2 mâles (1er et 4 février) mais ne laissa aucune notation d'ordre écologique (in Bannerman 1915, p. 109). En 1949, D. Snow observa des perruches en vol, par 2 ou 3, au dessus des plantations côtières ainsi que dans la région de Zampalma (1950).

J'ai moi-même rencontré l'espèce à de multiples reprises: dans les plantations ombragées, à basse et moyenne altitude; et cela tant sur le versant occidental que sur le versant oriental et jusque dans les savanes du Nord. Les oiseaux étaient le plus souvent par deux ou trois. A S. Miguel (côte Ouest) au début d'avril 1970, une véritable colonie (une trentaine de sujets) était cantonnée près de la mer. On remarquait un grand nombre d'immatures des précédentes saisons. Ces oiseaux allaient et venaient entre la forêt dense et une vaste clairière (ouverte de main d'homme) où ils se nourrissaient. J. Chapin note que dans l'ancien Congo Belge (1939 II, p. 240—242) les *Agapornis* se tiennent volontiers sur les lisières de la grande forêt, pénétrant dans les clairières à l'époque où celles-ci sont garnies de hautes herbes. Dans le même sens, W. Serle (1957, p. 405), au Nigeria, mentionne l'existence de ces perruches, par paires ou par petits groupes, dans les savanes cultivées (orchard bush savanna) près d'Enugu (Nigeria).

Je les ai souvent vues s'échapper de leurs nids alors même que ces nids étaient vides et que l'époque était celle du repos sexuel. Un mâle et une femelle obtenus dans ces conditions les 18 août 1972 et 6 juillet 1973 présentaient des gonades non développées. Bates relève également le cas d'une femelle au repos dans un nid qui ne contenait ni oeufs ni poussins (1911, p. 496).

Alimentation

Les graines que j'ai trouvées dans les estomacs ressemblaient à de petites lentilles blanches et provenaient d'une même essence (différentes des graines dont se nourrit *Euplectes aureus* dans les savanes de S. Tomé). Chapin (1939 II, p. 240—242) mentionne aussi des graines prises dans les hautes herbes

(Sorghum vert en particulier): les perruches s'accrochaient aux tiges pour arracher ces graines. Ce même auteur précise qu'il n'a pas trouvé d'insectes dans les estomacs (mais parfois des petits cailloux!). W. Serle fait état d'observations similaires au Nigéria (op. cit. p. 405).

Reproduction

Aux environs de Bom Retiro (NE de l'île, alt. 350 m) deux couples nichaient dans des termitières excavées. Ces termitières étaient collées à des troncs d'arbres situés l'un auprés d'un torrent, l'autre au bord même d'un marécage. Dans le même secteur, mais à l'intérieur de plantations ombragées et en terrain sec, deux couples s'étaient installés de la même manière. Tous ces nids se trouvaient à 5 mètres de hauteur; et la profondeur des cavités n'excédait pas 20 cm.

Les oeufs sont blanc pur, presque sphériques. Le nombre des oeufs dans la ponte est d'au moins 3 et semble pouvoir être de 5 ou 6. Les observations relatives au cycle sexuel sont résumées dans le tableau II.

Selon Correia, une femelle collectée un 3 juillet présentait une grappe ovarienne développée. L'interprétation de ce fait n'est pas facile: ponte tardive? Ou, plus probablement ponte de remplacement? Ce cas mis à part, ainsi que celui des mâles obtenus en mars, la période de régénération paraît s'étendre de mars (peut-être de février) à septembre; et la période de ponte comprend les mois d'octobre et de novembre; mais il est possible qu'elle commence plus tôt et se continue plus tard.

Les termitières où sont creusés les nids mesurent 2 décimètres en largeur, 1,5 à 2 décimètres en hauteur, un peu moins en profondeur. Les oeufs ou poussins reposent directement sur le matériau poudreux de la termitière. Une observation toute semblable a été faite par W. Serle à Enugu: le nid se trouvait à 3,5 m du sol, à côte d'un ruisseau, dans une clairière aménagée auprès d'une ferme. La chambre excavée par les oiseaux était de la taille d'une grappe de raisin; et le tunnel d'entrée n'était pas droit (. . . «tortuous passage . . .»); j'ai fait moi-même une constatation toute semblable.

Morphologie et position systématique

D. Bannerman (1953, p. 524) ainsi que Mackworth-Praed & Grant (1970, p. 406) rangent l'*Agapornis pullaria* de S. Tomé dans la sous-espèce *guineensis* [= *pullaria* auct.] distinguée par les traits suivants: teinte «plus riche» des plages rouges au front, en avant de l'oeil et sur la gorge; étendue plus grande du bleu sur le croupion. D. Amadon (1953, p. 416) aussi rattache l'oiseau de S. Tomé à la forme nominale [= *guineensis* apud Bannerman et al.] et note que les spécimens de S. Tomé (collection J. Correia) paraissent en moyenne un peu plus pâles (dessus et dessous) que ceux du continent — ce qui peut n'être dû qu'à l'état du plumage. Il remarque aussi que plusieurs exemplaires laissent voir des plumes jaunes sur le manteau vert; ce qui n'apparaît chez aucun sujet du «mainland» à l'exception d'un oiseau de la race *ugandae* [= *pullaria* apud Bannerman et al.].

Poids — Une femelle obtenue par moi-même le 4 juin 1973 à Guadalupe (N de l'île, alt. 150 m) pesait 40 g.

En résumé

1 — Disparue de l'île du Prince pour des raisons inconnues, l'espèce est commune à S. Tomé où elle n'a été observée qu'aux altitudes basses et moyennes (au dessous de 500 m). Elle s'est donc bien adaptée à une nature profondément modifiée par l'homme.

2 — Habitat: lisières de forêt et clairières, plantations de cacao ombragées. En dehors de la période de reproduction les habitudes grégaires sont de règle (plusieurs vols ou groupes de 5 à 30 individus).

3 — La ponte paraît intervenir avec un certain synchronisme en octobre et se prolonge jusqu'à décembre. Les pluies du second semestre commençant très régulièrement à la fin d'août ou dans les tous premiers jours de septembre, les graminées sont hautes et fructifient abondamment à partir de novembre. Le cycle reproducteur s'insère donc parfaitement dans celui de la végétation à laquelle l'espèce est inféodée.

Psittacus erithacus erithacus Linné

Synonyme: *Psittacus princeps* Alexander, 1909, Bull. br. Orn. Club 23, p. 74; Bannerman, 1915, Ibis (10) 3, p. 92—93.

L'espèce est très largement répandue en Afrique intertropicale. Elle est résidente sur Fernando Po et, avec une extraordinaire densité, à Principe. Je viens d'acquérir la quasi-certitude de son existence, en petit nombre, à S. Tomé. Absente de la petite île d'Annobon.

A Principe

L'abondance de ce perroquet à Principe n'a pas manqué de frapper les observateurs. D'abondants détails sont fournis dès 1860 par Keulemans. Selon cet auteur les sexes sont semblables mais les sujets âgés sont plus foncés. Les oiseaux descendent des montagnes le matin et y remontent à la tombée du jour, par groupes de 3 à 10, voire 30 sujets, volant «assez haut», et donnant sans cesse de la voix. Leurs cris sont extraordinairement perçants lorsqu'ils sont blessés ou effrayés, de sorte qu'on les entend de fort loin; et qu'ils servent de signal pour leurs congénères aux alentours qui prennent aussitôt la fuite. Ils se nourrissent de fruits et de graines, en particulier de noix de Palme. La ponte a lieu «après les pluies» en décembre, dans les trous des grands arbres, où peuvent être déposés «jusqu'à 5 oeufs». Ils se groupent pour nicher, plusieurs

Tableau III. Reproduction de *Psittacus erithacus* à l'Ile du Prince.

Date	Observateur	Objet	Remarques	Date estimée de la ponte (R.N.)
16/3—70	Naurois	1 ♀ ad.	grappe ovar. non développée	début de la période de régénération
4/9—28	Correia	2 ♂ ad.	test. non développés	
		1♀ ad.	grappe ovar. développée	début d'activité sexuelle
5 au 10/10—28		6 ♀ ad.	grappes ovar. non développées	
13/11—54	Frade	2 ♂ ad.	1 ♂ test. non développés et 1 ♂ test. en voie de developpement (15x8 mm)	début d'activité sexuelle
novembre	informateurs indigènes	oeufs dans les nids		début de la ponte en novembre
décembre	id.	oeufs et éclosions	pontes relativement tardives	fin novembre
2ème semaine janvier 1971	Naurois	pull./1	au tiers de son développement	fin novembre
25/12—70	id.	ponte/3	frais	20 décembre

centaines de couples occupant une même localité, et ceci principalement dans l'Ouest et le Sud de l'île. Mais il est rare qu'un même arbre abrite plus d'une couvée. Surpris au nid ils se défendent vigoureusement en mordant.

B. Alexander obtint 13 spécimens entre le 28 février et le 20 mars 1909, deux mâles (du 1er et du 20 mars) étant nicheurs. D. Snow nota en 1949: «very abundant everywhere . . . fly usually in small parties of up to six or eight birds» (1950, p. 589). En novembre 1954 F. Frade abattit deux spécimens (dont j'aurai à tenir compte dans l'étude du cycle reproducteur).

J'ai moi-même peu de chose à ajouter. Keulemans a fort bien noté le vol rapide et en hauteur (8 à 15 m), la force des appels qui remplissent les vallées aux heures matinales et vespérales, ainsi que les cris, véritablement exaspérés, de l'oiseau blessé. Mais il paraît douteux que la ponte puisse être de 5 oeufs dans un nid: l'auteur a pu mal comprendre les informations données par les indigènes. Un contenu stomacal examiné par moi ne contenait que des graines (21 février 1971).

Reproduction

Elle a lieu dans des creux de grands arbres dont le tronc, à la base, peut mesurer un mètre de diamètre ou davantage. Les trous que j'ai examinés étaient profonds de 60 cm à 2 mètres. Cette disposition, heureusement, rend parfois difficile la capture des poussins (un, rarement deux par nid). En outre ces trous se trouvent le plus souvent à 10, 15 ou 20 m de hauteur, de sorte que l'escalade exige des talents exceptionnels. Il existe à Principe, sans doute depuis plusieurs siècles, de véritables spécialistes de cette sorte de dénichage. A l'époque de mes prospections (années '60), les règlements sagement édictés par l'Administration n'empêchaient pas que des poussins soient prélevés chaque année pour être vendus discrètement au prix d'une centaine d'Escudos. A ma connaissance, cependant, le nombre de ces prises n'excédait pas, par saison, une ou deux dizaines. Les oeufs sont au nombre de 2, parfois 1 ou 3; la couleur est bien entendu blanc pur, la forme est de type «ovoide», parfois pyriforme (peu allongé), et le grain de la coquille est grossier.

Les données relatives au cycle sexuel sont reportées dans le tableau III. On voit que la ponte intervient principalement en novembre, avec une simultanéité assez remarquable; mais on peut encore trouver des oeufs frais au début de janvier.

Morphologie et position systématique

B. Alexander, pensant avoir affaire à une espèce nouvelle, caractérisa ce perroquet dans les termes suivants: plus grand et plus foncé que *P. erithacus* Linné; gris foncé dessus et dessous («almost blackish»); plumes du corps, particulièrement celles des parties inférieures, ourlées de bleu foncé, «giving the bird, when viewed in certain lights, the appearance of being strongly washed with inky blue» (in Bannerman 1914, p. 618); queue d'un rouge vif. Description qui a le mérite de bien faire ressortir l'aspect bleuté, très différent du gris foncé, plutôt ardoisé, voire bronzé, de la forme *erithacus timneh* Fraser d'Afrique Occidentale (1). Alexander exagère la qualité «foncée» du gris pour la forme de Principe. D. Amadon remarque: «I am unable to see that the birds . . . [of] Principe are darker than the mainland ones . . . The light gray bloom of plumage of this parrot is easily lost by wear, either in the wild or in the skinning process» (1953, p. 414). De fait j'ai été souvent frappé par le bleu très clair du plumage chez beaucoup de sujets.

La comparaison des dimensions entre exemplaires du Gabon et exemplaires insulaires a été faite par D. Bannerman. Cet auteur a constaté que les mesures prises sur les spécimens de Principe rentraient parfaitement dans les limites trouvées pour les spécimens du continent. Tout au plus les perroquets de ces régions sont-ils en moyenne plus petits que ceux de Principe. Par ailleurs Amadon fait observer qu'il existe en Afrique équatoriale «a cline of gradually increasing size from the western to the eastern parts of the species range . . .» (1953).

A São Tomé

On pouvait être surpris de trouver *Psittacus erithacus* en si grande quantité à Principe et de ne le point rencontrer à S. Tomé dans des biotopes semblables et pourvus des mêmes arbres à fruits. En fait, selon des renseignements dignes de foi qui ne me parvinrent qu'en 1972, il existe au Nord de S. Tomé, dans des plantations ombragées et à altitude basse, 2 ou 3 colonies peu nombreuses. Rappelé en France avant d'avoir pu procéder aux vérifications nécessaires, je pus cependant examiner un oiseau en cage (qui avait été capturé dans l'île) et questionner les propriétaires. Ceux-ci décrivirent les habitudes et conditions de reproduction à S. Tomé, identiques en tous points à celles que montre l'espèce à l'Ile du Prince.

Après s'être étonné d'une absence du Perroquet Gris à S. Tomé fallait-il trouver étrange que tant de naturalistes, depuis Snow et Frade, après Alexander et Fea, n'aient jamais été avertis de sa présence? Une première réponse se présenta à la lecture des archives du musée Bocage de Lisbonne (2). Je pus y lire le passage suivant d'une lettre écrite de S. Tomé le 24 janvier 1890, par F. Newton, à Barboza du Bocage: «Le Perroquet gris ne réside pas dans l'île.

---

(1) Limite N en Guinée Portugaise, et ceci à la fois sur le continent et dans l'archipel des Bijagos (selon F. Frade; voir aussi Naurois 1969 et 1981). Cette forme est un peu plus petite et à queue rougeâtre, très lavée de gris sombre.

(2) Aimablement mises à ma disposition en 1972 par Monsieur le Professeur Saccarão et par mon ami Almeida Fernandes, archives malheureusement perdues à la suite de l'incendie qui, depuis lors, a détruit l'établissement!

Il y vient accidentellement lors des orages qui surviennent à Principe. Les indigènes disent que tout Perroquet arrivant à S. Tomé est aussitôt pris à partie et mis à mort par le Milan *Milvus aegyptius*. Mais je pense qu'il ne s'agit là que d'une légende . . .» Une deuxième réponse vint à la fois confirmer et peut-être corriger la première. C'est un fait que Lopez de Lima — auteur tenu en suspicion pour l'imprécision ou même l'inexacitude de ses affirmations — mentionna *Psittacus erithacus* comme habitant l'île du Prince et São Tomé (in Hartlaub 1857). Salvadori (1903, p. 43) mit en doute cette assertion en faisant remarquer que personne ne l'avait confirmée. Mais Salvadori n'avait pas eu connaissance de la lettre de Newton à Bocage. Il faut peut-être, aujourd'hui, réviser pour partie le jugement défavorable qui a été porté sur le témoignage de Lopez de Lima.

D'où vient ce peuplement de S. Tomé? Directement du continent? De l'île du Prince par voie naturelle? ou s'agit-il simplement d'oiseaux capturés à l'île du Prince, transportés à S. Tomé, puis échappés de cage? Un fait demeure: on n'assiste à aucune expansion de l'espèce qui soit constatable à l'échelle d'une décennie. Et on cherche vainement le facteur limitant que ce perroquet pourrait rencontrer sur la grande île et qui serait absent sur la plus petite. Il n'y a point d'espèce concurrente. Faudrait-il penser à une prédation par *Tyto alba*? Il ne semble pas car, d'une part, le perroquet est très largement de taille à se défendre, d'autre part, aucun indice d'une prédation n'a été trouvé dans les réjections d'Effraye que j'ai collectées à S. Tomé (analysées par H. Heim de Balsac). Une compétition pour les trous d'arbres serait-elle en cause? L'argument serait plus sérieux; mais la densité d'occupation par *Tyto alba* est très faible — un nid de loin en loin — et l'île de S. Tomé, avec une surface de plus de 800 km², est couverte de forêts. Les petits carnivores (importés) pourraient-ils jouer un rôle? A S. Tomé l'extrême abondance des Rats constitue, d'une manière générale, un handicap grave pour la culture du Cacao. L'Effraye se nourrit presque exclusivement de ces Rongeurs, sans les empêcher de pulluler. Mais si les Rats empêchaient l'extension des colonies de Perroquets il faudrait qu'ils gênent aussi la reproduction de plusieurs autres oiseaux dont les nids sont également accessibles: divers passeriformes, et plus précisément *Onychognathus fulgidus* (nicheur dans les trous d'arbres); *Agapornis pullaria* (nicheur dans les termitières); divers Ardeidae (par exemple *Butorides striatus* qui s'établit sur les branches de Bambous . . .). Ceci n'est pas impossible . . .

En résumé

1 — Population très abondante à l'île du Prince (relativement petite), sans qu'une diminution sensible depuis 100 ans puisse être mise en évidence; très clairsemée au contraire et en colonies peu nombreuses et peu visibles à l'île de S. Tomé (relativement grande): sans que l'on puisse expliquer facilement cette disparité (je reviendrai sur ce point en conclusion). La présence humaine à Principe, avec la culture des Palmiers et autres arbres à fruits a certainement

favorisé l'expansion de l'espèce au cours des derniers siècles (3).

2 — Reproduction de novembre à mars, avec un faible étalement des dates de ponte. Utilisation des vieux arbres les plus élevés, aux troncs les plus larges, aux cavités profondes.

3 — Morphologiquement les populations du Golfe de Guinée ne diffèrent pas sensiblement de celles du Continent. Ce qui suggère, pour cette espèce comme pour plusieurs autres, plutôt qu'un peuplement récent, des mouvements et des brassages entre ce Continent et les îles (*P. erithacus timneh*, d'Afrique Occidentale, est la seule sous-espèce qui soit bien marquée).

Strigiformes

Du continent africain, dans sa partie équatoriale et occidentale (régions boisées), sont signalées (selon Mackworth-Praed & Grant 1970, I) deux Tytonidae: *Tyto alba affinis* (Blyth) et *Tyto capensis* (Smith). Est indiquée ensuite une longue série de quelque 14 Strigidae. Le dénombrement des espèces n'est d'ailleurs pas facile car toutes les espèces n'ont pas encore été trouvées nicheuses. On peut énumérer: *Asio capensis tingitanus* (Loche) au Nigeria et au Cameroun (la même sous-espèce a une population au Maroc); *Ciccaba woodfordi nuchalis* (Sharpe) au Sierra Leone et au Gabon; *Otus scops senegalensis* (Swainson) qui atteint le Golfe de Guinée au Cameroun; *Otus icterorhynchus* (Shelley) avec 2 sous-espèces au Ghana, au Cameroun méridional et au Gabon septentrional (*holerythrus*); *Otus leucotis* (Temm.), en savane, au Nigeria et au Gabon (?); *Jubula lettii* (Büttikofer) au Cameroun et au Rio Muni; *Glaucidium tephronotum pycrafti* Bates, au Cameroun et au Gabon; *Bubo africanus cinerascens* Guérin-Ménéville au Cameroun et au Gabon; *Bubo shelleyi* (Sharpe & Ussher) au Cameroun (et Nord Gabon?); *Bubo leucostictus* Hartlaub au Cameroun et au Gabon; *Bubo poensis* Fraser au Cameroun; *Scotopelia peli* (Bonaparte), au long des cours d'eau; *Scotopelia ussheri* Sharpe, en forêts-galeries.

Des deux *Tyto* une seule, *alba*, se retrouve à Fernando Po et, sous sa forme *thomensis*, à São Tomé (absente de Principe et Annobon). Par ailleurs on comprend assez bien qu'aucune forme liée aux milieux aquatiques ou marécageux — *Scotopelia*, *Asio capensis*, . . . — n'apparaisse dans les îles en raison de la faible importance des rivières et de l'exiguïté des zones de marais (encore que des conditions relativement favorables puissent exister pour telle de ces espèces autour du lac de Mocatal à Fernando Po ou dans la lagune de Malanza à S. Tomé). Il est plus remarquable qu'à Fernando Po, M. Eisentraut n'ait pu identifier et collecter, *Tyto alba affinis* mise à part, que deux espèces: *Bubo p. poensis* et *Strix woodfordi nuchalis*.

---

(3) Les lignes ci-dessus étaient écrites lorsqu'en 1972—1973 j'ai été témoin d'une diminution sensible du nombre d'oiseaux à l'île du Prince: Passeriformes surtout, mais aussi Alcyons et Perroquets Gris. Les effectifs, pour certaines espèces, étaient réduits à moins de la moitié des valeurs antérieures. C'était de toute évidence l'effet d'un abus massif d'insecticides puissants par les cultivateurs de Cacao! La situation a pu se redresser au cours des dernières années du fait d'un ralentissement des activités agricoles.

A São Tomé, outre *Tyto alba thomensis*, existe un autre Strigiforme, d'ailleurs endémique et assez rare, *Otus hartlaubi* (Giebel). On pouvait craindre que cet oiseau, déjà peu commun au siècle dernier, n'ait disparu après la dernière collecte faite en 1924 par J. Correia. J'ai pu la retrouver et établir avec vraisemblance qu'elle existe aussi, en très petit nombre et peut-être de façon seulement occasionnelle, à l'île du Prince. Je ne reprendrai pas ici l'étude de cet *Otus* auquel j'ai déjà consacré un mémoire (Naurois 1975), si ce n'est pour souligner encore une fois que ce petit Strigidé, inféodé à la forêt dense et moins rare en montagne qu'au niveau de la mer, ne peut pas entrer en compétition avec *Tyto alba*, largement anthropophile et liée aux savanes et plantations d'altitude basse.

A l'île d'Annobon ne réside qu'un Strigiforme: *Otus senegalensis feae* Salvadori, très distinct mais peu connu.

Tyto alba thomensis (Hartlaub)

Synonymes: *Strix thomensis* (Hartl.): Salvadori 1903, p. 34; Bocage 1905, p. 73 — *Flammea flammea thomensis* (Hartl.): Bannerman 1915, p. 110.

Nom vernaculaire: Coruja. Coloration générale ocre (ou rouille) foncé.

Je rappellerai d'abord l'histoire des recherches, exposerai ensuite les données écologiques, et terminerai par quelques remarques touchant la morphologie.

Historique

Carl Weiss fut le premier, en 1848, à collecter l'Effraie à S. Tomé (Hartlaub 1850). Le spécimen, un mâle fort bien préparé, se trouve au Musée de Hambourg. Il servit de base à la description de Hartlaub. Quelques années plus tard un exemplaire fut envoyé à Barboza du Bocage qui en fit mention en 1866. Plusieurs autres peaux furent envoyées à Lisbonne par Francisco Newton qui travaillait alors pour les musées du Portugal: en novembre 1887, en juillet et août 1891, en octobre 1892, Bocage mentionna ces collectes dans ses publications de 1903 à 1905. Les 1er et 15 décembre 1900 Leonardo Fea obtint un mâle et une femelle à Agua Izè, à basse altitude. Ces oiseaux sont conservés, admirablement préparés par Fea, au musée de Gênes (v. Salvadori 1903, p. 34). On trouve au musée de New York 3 spécimens, qui furent sans doute achetés par Mockerys vers 1901 à des collecteurs portugais. En 1909, les 10 et 11 février, Boyd Alexander obtint deux mâles et deux femelles de Zalma (au S

Tableau IV. Reproduction de *Tyto alba thomensis*.

Date	Observateur	Objet	Remarques	Date estimée de la ponte (R.N.)
30 et 31/8—72	Naurois	1 ♂ et 1 ♀	gonades non développées	
25/11—70	id.	1 ♀ ad.	id.	
11/12—70	id.	1 ♂ ad.	gonades en croissance	fin décembre
29/12—73	id.	1 ♀ ad.	au nid, prêt à pondre	1ère quinzaine de janvier
début mai 1973	id. (rapports dignes de foi, reçus le 11/6—73)	1 pull.	emplumé, au nid	fin février ou début mars
fin mai 1973	id.	3 pull.	en duvet, au nid	fin avril
15/5—29	Correia	2 ♀ ad.	gonades non développées	
29/6—28	id.	♀ ad.	gonades développées	(fin de la ponte en juin ou juillet)

de la ville de S. Tomé, à basse altitude). En 1928, le 29 juin, une femelle fut collectée par J. Correia. En 1949, D. Snow n'eut pas l'occasion d'observer l'espèce. F. Frade, qui visita l'île en 1954, semble ne pas l'avoir lui-même rencontrée; mais plusieurs peaux existent dans les collections du Centro de Zoologia de Lisbonne (dirigé par Frade jusqu'à une date récente).

J'ai rencontré l'Effraye de S. Tomé à de multiples reprises, mais je dus la rechercher avec ténacité. C'est dire que si on peut la considérer comme commune il ne s'ensuit pas qu'elle soit abondamment représentée.

Distribution et comportements

Elle paraît n'occuper que les régions de basse altitude (inférieure à 3 ou 400 m), avec une préférence pour les plantations mal entretenues et boisements mixtes avec *Elaeis guineensis* et Erythrines. Elle occupe aussi certains clochers d'églises et bâtiments de fermes. On peut la surprendre, posée sur les branches latérales des arbres, à 5 ou 6 m de hauteur, souvent par couples. Elle reste alors immobile et silencieuse. Le cri, rarement proféré en plein jour, ne paraît pas différer de celui qu'on entend en Europe et aux Iles du Cap Vert. Les pelottes de réjection collectées par moi, et que H. Heim de Balsac voulut bien examiner, contenaient presque exclusivement des rats (ceux-ci pullulent sur l'île), une fois un crâne de passereau.

Reproduction

A ma connaissance les conditions de la reproduction n'ont été exposées par personne: je résumerai donc ici l'essentiel de mes observations.

Les «nids» sont des trous peu profonds dans les troncs d'arbre en voie de pourrissement intérieur: Baobabs (*Adansonia*), Erythrines, Palmiers, Cocotiers. Dans une plantation abandonnée, où de grands arbres procuraient une ombre épaisse, un de ces trous s'ouvrait à 30 cm seulement au-dessus du sol: l'intérieur était rempli de réjections. Sans doute s'agissait-il d'un très ancien nid désaffecté. Ces cavités se trouvent généralement à des hauteurs de 5 à 8 mètres.

L'emplacement des arbres ainsi utilisés manifeste l'anthropophilie bien connue de l'espèce. Au Nord de l'Ile, au village de Guadalupe, un arbre creux avait été occupé peu de temps auparavant: cet arbre se trouvait en bordure de route, à quelques mètres seulement des premières maisons de l'agglomération. Dans les faubourgs de la cité de S. Tomé un autre trou d'arbre, contenant un oeuf en voie de pourrissement, était placé à vingt mètres d'une case indigène. Trois autres nids furent découverts à plus grande distance de l'habitat humain, dans des plantations de Cacao mal entretenues, ombragées par des Erythrines. On voit ainsi que sous le rapport de l'habitat et des lieux de ponte les moeurs de *T. alba thomensis* ne diffèrent pas de celles que l'on observe ailleurs, aux Iles du Cap Vert par exemple (Naurois 1969) et en Europe.

Il semble qu'aucun ornithologiste n'ait eu l'occasion de voir la ponte complète de cette Effraie de S. Tomé. J'ai quelques raisons de penser qu'elle ne comprend que 2 ou 3 oeufs. Le tableau IV résume les constatations relatives à l'époque de reproduction.

Les renseignements à disposition sont encore peu nombreux. Il semble que *T. alba thomensis* ponde au plus tôt en décembre et que le cycle s'étire jusqu'en juillet, c'est-à-dire sur 7 mois, englobant ainsi la petite saison sèche (gravanito, caractérisé par une moindre hauteur des précipitations) et la saison des pluies du 1er semestre. Ceci suggère une interprétation: les jeunes seraient au vol, émancipés ou très près de l'être, en début de saison sèche (gravana, qui s'étend du commencement de juin à la fin d'août). Nous aurions ainsi affaire à une reproduction de 1er semestre — cas très rare chez les oiseaux de São Tomé. Mais dans cette île très humide un ajustement de ce type présente un maximum d'avantages. En effet, les jeunes auraient de la peine à survivre s'ils devaient faire leur apprentissage à l'époque — de novembre à mars — où les hautes herbes atteignent en forêt claire leur développement maximum et où le tapis végétal de savane est le plus dense (au Nord de l'île). C'est une tactique similaire qu'adopte *Tyto alba detorta* aux îles du Cap Vert: là-bas, la reproduction s'étale d'octobre à mars, après les pluies de mousson, pendant la longue saison sèche (v. Naurois 1969, p. 180). Mais c'est aussi la solution qu'adopte *Tyto alba affinis* en Sénégambie où, sous un climat plus humide que celui de l'Archipel capverdien mais beaucoup plus sec que celui des îles équatoriales, la reproduction a lieu d'octobre à avril: à Richard Toll par exemple et dans le delta du fleuve Sénégal autour du parallèle 16° 30' (v. G. Morel 1968 p. 77 et 1972 p. 57; v. aussi, pour la Guinée Portugaise à pluviosité plus forte, Naurois 1969 p. 207 et 214).

Morphologie et position systématique

Parties supérieures grisâtres, les plumes portant de petits points plus pâles et des taches subterminales blanches, bordées de noir. Disque facial canelle, les plumes en éventail se terminant en noir sur les côtés et vers le bas. Parties inférieures roux orangé (intense) avec taches brunâtres, presque noires, de forme soit à peu près triangulaire soit circulaire. Sous-caudales et emplumages des tarses non tachés. Sous-alaires marquées de quelques petites taches éparses — Rectrices portant 3 larges barres brunâtres sur fond rouille pâle, les extrémités étant fauves avec de petites taches subterminales plus ou moins blanches — Rémiges portant le même pattern que les rectrices, les rémiges externes étant de teinte à peu près homogène, tirant sur le noir. Axillaires fauves. Bec corne, à extrémité presque noire. Iris jaune ou châtain obscur.

Dimensions

Sont rassemblées dans le Tableau V les mesures que j'ai prises sur 13 peaux de *T. a. thomensis* et, pour comparaison, sur quelques exemplaires de formes

Tableau V. Dimensions de *Tyto alba thomensis, T. a. detorta* et *T. a. affinis.*

T. a. thomensis

Aile (13 spéc., sexes mêlés):		247—264 (254)
Queue	♂ (4):	97—103 (101,5)
	♀ (5):	101—114 (106,5)
Tarse	♂ (6):	60—69 (63,5)
	♀ (7):	60—72 (64,0)
Culmen	♂ (4):	29—31 (30)
	♀ (3):	31—34 (32)

Hartert, ayant à sa disposition un moins grand nombre de spécimens, avait mesuré (1912—1921, p. 1037): Aile: 250—260.

T. a. detorta

Aile (27 spéc., sexes mêlés):		257—300 (287)
Queue	♂ (2):	103—106
	♀ (3):	105—119 (110)

Hartert indiquait (op. cit.): Aile: 285—290.

T. a. affinis

Aile	♂ (1):	245
	♀ (3):	263; 283; 286
Queue	♂ (1):	97
	♀ (3):	105; 110; 111
Tarse	♂ (1):	71
	♀ (3):	67; 68; 70
Culmen	♂ (1):	34
	♀ (3):	29; 34; 35

voisines. Il apparaît d'abord que les longueurs d'ailes sont à peu près égales pour les deux sexes et que les longueurs de queues, de tarses et de culmens sont légèrement supérieures (en moyenne) pour les femelles. Il ressort ensuite que l'Effraye de S. Tomé est un peu plus petite que celle (*detorta*) des Iles du Cap Vert, elle-même sensiblement égale en taille aux Effraies des Canaries et de Madère. La comparaison avec la forme continentale d'Afrique tropicale, *T. a. affinis*, fait ressortir une différence; mais celle-ci, faute d'un nombre suffisant de spécimens en provenance d'Afrique équatoriale, est moins significative.

Poids: un mâle obtenu le 30 août 1972 (gonades non développées) pesait 380 gr.

En résumé

1 — Population moyennement abondante, qui a pu augmenter récemment du fait de la prolifération des Rongeurs dans les plantations de Cacao. Inféodée dans une large mesure au peuplement humain et à ses cultures.

2 — Reproduction de décembre (petite saison «sèche») à mai; ce qui constitue à S. Tomé un cas assez exceptionnel.

3 — Sous-espèce bien marquée par sa petite taille, par la forme originale de certaines taches et par la teinte générale plus foncée que celle de *T. a. detorta* des îles du Cap Vert.

Note sur *Tyto alba affinis* de l'île de Fernando Po

J'adopte la taxinomie de M. Eisentraut (1973 p. 137) en faisant rentrer la forme de Fernando Po (nommée *poensis* par Fraser 1842 au vu d'un seul spécimen!) dans la sous-espèce *affinis* (D. Amadon, 1953, avait suivi la même voie). «Ich kann mich . . . nicht entschließen, écrit Eisentraut, eine endemische Rasse für Fernando Poo anzuerkennen».

Les 12 et 15 mai 1929 J. Correia obtint 2 femelles présentant des grappes ovariennes petites. Les peaux ont été étudiées par D. Amadon (op. cit.): les parties inférieures sont fauves (buffy) jusqu'aux sous-caudales inclusivement (et non blanchâtres lavées de fauve comme chez *affinis*); les taches ventrales punctiformes, ainsi que les raies, sont plus fines et plus nettes que chez la plupart des *affinis*. Chapin (1922) était d'avis que les *affinis* à ventre fauve étaient des immatures; mais, demanda Amadon, les sujets capturés par Correia étaient-ils sûrement adultes? Quoi qu'il en soit la différence avec l'Effraie de S. Tomé est frappante. Elle souligne l'effet, sur cette île océanique, d'un isolement qui n'a certainement jamais existé sur l'île «côtière» de Fernando Po.

Interprétations et conclusions

L'étude des familles d'oiseaux ici considérées ne mène pas seulement aux remarques simples qui viennent d'être présentées. Elle conduit aussi à poser des questions plus fondamentales de zoogéographie et de spéciation. Et pour répondre à ces questions il faut tenir compte des autres espèces qui, à S. Tomé et Principe, se laissent ranger en deux catégories. D'une part celles qui, à la manière d'*Otus hartlaubi*, sont endémiques des îles; d'autre part celles qui, présentes dans les îles, comme *Psittacus erithacus* et *Milvus migrans*, ont une vaste répartition en Afrique intertropicale. Entre ces deux catégories le contraste est remarquable, comme l'est une particularité qui n'a pas manqué de frapper les auteurs (v. particulièrement Snow 1950): c'est que dans la plupart des cas les espèces communes aux deux îles, soit comme endémiques soit comme non-endémiques, ne sont pas les mêmes. Compte tenu du double fait que S. Tomé et Principe sont relativement proches l'une de l'autre (146 km) comme elles le sont du continent (280 km et 220 km respectivement), le fait est assez surprenant.

Des «va-et-vient» entre le continent et les îles sont fort probables. L'effet, pour les espèces concernées (telle *Milvus migrans*), est d'empêcher (ou de freiner) la divergence des stocks gèniques, de tendre sans cesse à les homogénéiser. D'où l'absence, en ces divers cas, de tout endémisme.

En certains cas il ne s'agit pas seulement d'allées et venues d'individus isolés ou de petites troupes («propagules» au sens des auteurs Américains) mais de contingents importants et dont les déplacements pourraient bien avoir lieu à intervalles irréguliers. C'est ainsi qu'à l'île du Prince, où l'on compte deux Sturnidae, *Lamprotornis ornatus* (endémique) et *L. splendidus*, le second ne se présente pas tous les ans pour nicher. De même, dans l'Archipel du Cap Vert, la reproduction de *Gallinula c. chloropus* n'a lieu que si certaines conditions d'ordre climatique sont satisfaites, si certaines lagunes ou dépressions sont remplies d'eau, l'espèce étant introuvable en année sèche (Naurois 1969). Des mouvements et des irrégularités analogues, à intervalles courts ou longs, et qui intéressent non pas seulement quelques individus mais des ensembles, interviennent en d'autres parties du Monde. En Océanie par exemple: dans telle île importante des Loyautés (E de la Nouvelle Calédonie) tel Columbidé — *Ducula pacifica* — fut pour moi introuvable de 1975 à 1978. Il réapparut en grand nombre en 1979 sur l'îlot Beautemps-Beaupré, densément boisé, à 200 km au NW; et j'obtins un exemplaire qui présentait des gonades très développées. Dans ce dernier cas, comme dans ceux de *Gallinula chloropus* aux Iles du Cap Vert et de *Lamprotornis splendidus* à Principe, les présences sont intermittentes, et les intervalles sont — ou peuvent être — de plusieurs années.

Il faut, je pense, aller plus loin. Pour des raisons qui n'apparaissent pas encore claires les disparitions et re-colonisations peuvent intervenir à des époques encore plus espacées: de l'ordre de plusieurs décennies ou davantage. Ce sont des alternances de ce type qui ont été mentionnées dans la présente étude. C'est d'abord la présence possible (sinon probable) de *Psittacus erithacus* à S. Tomé il y a quelques 120 ans; puis sa disparition; puis sa ré-apparition à l'époque de mes visites (fin des années 60). C'est surtout la présence, bien attestée par Keulemans, d'*Agapornis pullaria* à Principe il y a 130 ans; puis sa disparition avant les prospections de F. Newton (1885—1890); l'espèce ne subsiste aujourd'hui qu'à S. Tomé. C'est enfin le cas de *Quelea erythrops*, bien implanté à S. Tomé mais qui vivait aussi à Principe au début du siècle.

Si les déplacements au lieu d'être saisonniers (à la manière des migrations ou transhumances), au lieu surtout d'être fréquents, interviennent rarement, si les départs massifs succèdent aux arrivées après des durées d'un siècle ou d'un demi siècle, et s'ils ne s'opèrent pas simultanément dans toutes les îles, les observateurs scientifiques d'une génération donnée — celle de Keulemans par exemple, ou la nôtre — auront l'impression de distributions étranges: telle espèce présente ici, absente là, mais pourquoi? Ce sont les «checkboard distributions» que les auteurs anglosaxons ont relevées en abondance dans les Archipels du Pacifique. Simplement, ils sont dûs à des alternances (des «turnover») qui ne sont pas synchrones à l'intérieur d'un même groupe d'îles. Il n'était pas sans intérêt de retrouver de tels phénomènes dans les Iles du Golfe de Guinée.

Zusammenfassung

Das Studium der Greifvögel, Eulen und Papageien der Inseln São Tomé und Principe im Golf von Guinea erbrachte neue Erkenntnisse über Verbreitungsgeschichte, Brutbiologie und Systematik vor allem von *Milvus migrans*, *Tyto alba*, *Agapornis pullaria* und *Psittacus erithacus*. Darüber hinaus ergaben sich Einsichten in Artbildungsprozesse und in die zoogeographische Stellung der Inseln. Bei verschiedenen Arten kommt es in unregelmäßigen Zeitabständen zu Einflügen einer größeren Anzahl von Individuen vom nur 280 bzw. 220 km entfernten Festland her; so erscheint z. B. auf Principe der Prachtglanzstar, *Lamprotornis splendidus*, nicht alljährlich zum Brüten. Das entspricht dem Verhalten von *Gallinula chloropus* auf den Kap-Verde-Inseln, die dort nur in niederschlagsreicheren Jahren zu finden ist. In manchen Fällen können Jahrzehnte zwischen den Jahren zahlreichen Vorkommens auf den Inseln liegen. So ist der Graupapagei, *Psittacus erithacus*, aller Wahrscheinlichkeit nach vor 120 Jahren auf São Tomé heimisch gewesen, dann aber wieder verschwunden, um jetzt erneut dort vorzukommen. Andere vom Festland stammende Arten sind heute auf einer der Inseln erloschen, so *Agapornis pullaria*, die heute nur auf São Tomé lebt, vor 130 Jahren aber auch auf Principe vorkam, oder der Rotkopfweber, *Quelea erythrops*, der am Anfang unseres Jahrhunderts auf Principe gefunden wurde, wo er heute verschwunden ist. Solche periodischen Vorkommen, wie sie seit langem von den Inseln des Pazifischen Ozeans bekannt sind, sind also auch auf den Inseln im Golf von Guinea anzutreffen.

Références

Amadon, D. (1953): Avian systematics and evolution in the Gulf of Guinea. The J.G. Correia collection. — Bull. amer. Mus. nat. Hist. 100: 399—451.

— & A. Basilio (1957): Notes on the birds of Fernando Poo Island, Spanish Equatorial Africa. — Amer. Mus. Novit. No. 1846: 1—8.

Bannerman, D.A. (1914—1915): Report on the birds collected by the late Mr. Boyd Alexander (Rifle Brigade) during his last expedition to Africa. Part I, Birds of Prince's Island; Part II, Birds of St. Thomas Island; Part III, Birds of Annobon Island. — Ibis (10) 2: 596—631; (10) 3: 89—121, 227—234.

— (1953): The birds of West and Equatorial Africa. 2 vol. — Oliver & Boyd, Edinburgh & London: XIV + VIII + 1526 pp.

Bates, G.L. (1908): Observations regarding the breeding seasons of the birds in Southern Cameroon. — Ibis (9) 2: 558—570.

Bocage, J.V. Barboza du (1893): Mamiferos, aves e repteis da Ilha de Ano-Bom. — Jorn. Sci. math. phys. nat., Lisboa 3: 43—46.

— (1903—1905): Contribution à la faune des quatre îles du Golfe de Guinée. — Jorn. Sci. math. phys. nat., Lisboa, (2) 7: 25—56, 65—97.

Chapin, J.P. (1932—1954): The birds of the Belgian Congo. 4 vol. — Bull. amer. Mus. nat. Hist. 65: 1—756, 75: 1—632, 75 A: 1—821, 75 B: 1—846.

Dohrn, H. (1866): Synopsis of the birds of Ilha do Principe with some remarks on their habits and description of new species. — Proc. zool. Soc. London 1866: 324—332.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 3: 428 pp., 5 pl.

Frade, F. (1949): Relatorio da missão zoologica e contribuções para o conhecimento da fauna de Guiné Portuguesa. — In: Trabalhos da Missão zoologica de Guiné, I—IV. Lisboa.

— (1958): Aves e mamiferos das ilhas de São Tomé e do Principe. Notas de sistematica e de protecção à fauna. — Conferencia internacional dos Africanistas ocidentais, Zoologia, 4: 137—150.

Fry, C.H. (1961): Notes on the birds of Annobon and other islands in the Gulf of Guinea. — Ibis 103 a: 267—276.

Hartert, E. (1912—1921): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Band II. — Friedländer, Berlin.

Hartlaub, G. (1850): Beitrag zur Ornithologie Westafrika's. — In: Wiebel, K.W.M.: Verzeichnis der öffentlichen und Privat-Vorlesungen, welche am Hamburgischen Akademischen Gymnasium von Ostern 1850 bis Ostern 1851 gehalten werden, 1—4, 48. Hamburg.

— (1857): System der Ornithologie Westafrica's. — Bremen.

Keulemans, J.G. (1866): Opmerkingen over de vogels van de Kaap-Verdische Eilanden en van Prins-Eiland in de Bogt van Guinea gelegen. — Nederl. Tijdschr. Dierk. 3: 374—401.

Mackworth-Praed, C.W., & C.H.B. Grant (1970—1973): Birds of Western Africa. 2 vol. — Longman, London.

Morel, G.J. (1972): List commentée des oiseaux du Sénégal et de la Gambie. — O.R.S.T.O.M., Dakar: 139 pp.

Naurois, R. de (1969): Peuplements et cycles de reproduction des oiseaux de la côte occidentale d'Afrique (du Cap Barbas, Sahara Espagnol, à la frontière de la République de Guinée). — Mém. Mus. nat. Hist. nat., Paris, (A) 56: 312 pp.

— (1975): Le «Scops» de l'île de São Tomé *Otus hartlaubi* (Giebel). — Bonn. zool. Beitr. 26: 319—355.

— (1981): La distribution géographique du Perroquet Gris, *Psittacus erythacus timneh* (Forster). — Malimbus 3: 59—61.

Salvadori, T. (1903): Contribuzioni alla ornitologia delle isole del Golfo di Guinea, II: Ucelli dell'Isola d. S. Thomé. — Mem. Accad. Sci. Torino (2) 53: 1—45.

Serle, W. (1957): A contribution to the ornithology of the eastern region of Nigeria. — Ibis 99: 371—418.

Snow, D. (1950): The birds of São Tomé and Principe in the Gulf of Guinea. — Ibis 92: 579—595.

Sousa, J.A. de (1888): Enumeração das aves conhecidas da Ilha de S. Tomé, seguida da lista das que existem da esta ilha no Museu de Lisboa. — Jorn. Sci. math. phys. nat., Lisboa, (1) 12: 151—159.

Adresse de l'auteur: Abbé R. de Naurois, 2 Allée des Daims, 91800 Brunoy, France.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 4

Biometrische Untersuchungen an vier Meisen-Arten (*Parus* spp.) in der Umgebung von Ankara *)

von

ILHAMI KIZIROĞLU

Hacettepe Üniversitesi, Fen Fakültesi Zooloji Bölömü, Beytepe/Ankara

Einleitung

Die Körpermaße einer Vogelart können von Population zu Population variieren. Das Gewicht kann sich innerhalb eines Jahres und auch eines Tages ändern, zusätzlich kann es sowohl alters- als auch geschlechtsabhängige Unterschiede geben.

Die vorliegende Untersuchung wurde an vier Meisenarten in einem abgegrenzten, hauptsächlich aus Koniferen (*Pinus nigra*) bestehenden Waldgebiet bei Ankara während der Brutzeit der Meisen-Arten (April bis August) durchgeführt. Zur näheren Beschreibung des Gebietes siehe Kiziroğlu (1982).

Methodik

Es wurden folgende biometrischen Daten erfaßt: Körper-, Flügel- und Schwanzlänge, Länge des Tarsometatarsus, Längendifferenz zwischen mittlerer Zehe und erster Zehe (ohne Krallen) und Gewicht. Die Maße wurden an lebenden Individuen ermittelt. Zum Messen wurde ein Anschlagsmaßstab und eine Schublehre, zur Ermittlung der Gewichte eine Analysenwaage mit 10 mg Genauigkeit verwendet. Die Messungen erfolgten nach Bub (1978) und Piechocki (1979).

Die Alters- und Geschlechtsbestimmung der Meisenarten konnte durch Wiederfänge beringter Individuen abgesichert werden. Als Merkmale wurden die Angaben von Drost (1951), Löhrl (1974), Svensson (1975) und Perrins (1979) verwendet. Die Geschlechter der Blaumeise (*Parus c. caeruleus*) konnte man während des ganzen Jahres durch die Kinnfärbung bestimmen, und zwar haben die weiblichen Individuen (n = 36) ein metallisch blaues Kinn (beinahe schwarz), während die männlichen Individuen (n = 19) ein weißlich graumeliertes Kinn haben. Dieses Kennzeichen ist z. B. bei Svensson (1975) nicht erwähnt. Außerdem konnten die Weibchen aller Arten, einschließlich von *Parus lugubris anatoliae*, während der Brutzeit anhand des Brutfleckes bestimmt werden.

---

*) Herrn Professor Dr. Nihat Şişli zum 55. Geburtstag gewidmet. Gefördert aus Mitteln von TÜBITAK (Türkische Wissenschaftlich-Technische Forschungsgemeinschaft), Projekt Nr. TBAG-371.

Tabelle 1: Verschiedene Körpermaße der Meisen-Arten im Beynamer Wald. Arithmetisches Mittel ± Standardabweichung. MZ—EZ = Differenz der Länge von mittlerer und erster Zehe (ohne Krallen), n = Anzahl der Messungen, a = einjährig, b = mehrjährig.

Arten			n	Körperlänge cm	Flügellänge cm	Schwanzlänge cm	Tarsometatarsus cm	MZ—EZ cm	Gewicht gr
P. m. major	♀	a	25	14,20 ±1,40	7,46 ±0,21	6,52 ±0,25	2,16 ±0,10	2,19 ±0,10	18,10 ±0,82
		b	20	14,23 ±0,64	7,62 ±0,23	6,57 ±0,27	2,20 ±0,08	2,18 ±0,11	18,40 ±0,76
	♂	a	40	13,98 ±0,42	7,38 ±0,17	6,48 ±0,26	2,19 ±0,12	2,22 ±0,11	18,45 ±1,39
		b	50	13,96 ±0,43	7,48 ±0,21	6,38 ±0,26	2,24 ±0,07	2,24 ±0,07	19,26 ±1,83
P. lugubris anatoliae	♀	a	10	13,20 ±0,13	7,20 ±0,10	6,20 ±0,10	2,20 ±0,10	2,20 ±0,10	15,90 ±0,80
		b	12	13,50 ±0,60	7,20 ±0,10	6,25 ±0,07	2,15 ±0,09	2,20 ±0,12	15,40 ±0,98
	♂	a	9	13,30 ±0,20	7,10 ±0,10	6,20 ±0,37	2,10 ±0,09	2,20 ±0,12	16,00 ±0,37
		b	10	14,00 ±0,30	7,30 ±0,11	6,20 ±0,10	2,30 ±0,05	2,30 ±0,14	16,10 ±0,23
P. c. caeruleus	♀	a	36	11,72 ±0,29	6,40 ±0,16	5,45 ±0,13	1,77 ±0,06	1,88 ±0,07	10,75 ±0,46
		b	14	11,98 ±0,31	6,61 ±0,14	5,63 ±0,18	1,78 ±0,02	1,90 ±0,06	10,67 ±0,96
	♂	a	25	11,88 ±0,48	6,59 ±0,16	5,30 ±0,36	1,70 ±0,10	1,86 ±0,10	10,60 ±0,87
		b	20	11,89 ±0,40	6,54 ±0,23	5,40 ±0,40	1,79 ±0,09	1,84 ±0,10	10,72 ±0,30
P. a. ater	♀	a	20	11,76 ±0,46	6,42 ±0,16	5,25 ±0,14	1,80 ±0,08	1,93 ±0,11	9,27 ±0,64
		b	12	11,00 ±0,95	6,40 ±0,28	5,36 ±0,33	1,80 ±0,21	1,89 ±0,12	10,00 ±0,66
	♂	a	30	10,47 ±0,93	6,43 ±0,19	5,25 ±0,13	1,80 ±0,08	1,92 ±0,08	9,70 ±0,68
		b	14	11,87 ±0,30	6,47 ±0,14	5,25 ±0,22	1,80 ±0,14	1,90 ±0,09	9,94 ±1,15

Tabelle 2: t-Werte (und Freiheitsgrade) des Vergleichs der biometrischen Untersuchungen an vier Meisen-Arten (t-Test, nach Weber 1972). Erläuterungen s. Tabelle 1.

Arten		Körperlänge	Flügel länge	Schwanzlänge	Tarsometatarsus	MZ—EZ	Gewicht
Parus m. major	♀a—b	0,10 (43) 1)	2,43 (43)*	0,65 (43)	1,40 (43)	0,47 (43)	1,28 (43)
	♂a—b	0,22 (88)	2,51 (88)*	1,75 (88)	2,37 (88)*	0,95 (88)	2,31 (88)*
	♀a—♂a	0,93 (63)	1,71 (63)	0,62 (63)	1,00 (63)	1,13 (63)	1,14 (63)
	♀b—♂b	2,07 (68)*	2,49 (68)*	2,55 (68)*	1,98 (68)**	2,97 (68)**	2,01 (68)*
Parus lugubris anatoliae	♀a—b	1,55 (20)	0,00 (20)	1,43 (20)	1,17 (20)	0,00 (20)	1,31 (20)
	♂a—b	5,97 (17)***	4,70 (17)***	0,00 (17)	5,65 (17)***	1,76 (17)	0,74 (17)
	♀a—♂a	1,32 (17)	2,35 (17)*	0,00 (17)	2,35 (17)*	0,00 (17)	0,35 (17)
	♀b—♂b	2,40 (29)*	2,34 (20)*	1,43 (20)	3,98 (20)***	2,04 (20)	2,23 (20)*
Parus c. caeruleus	♀a—b	0,33 (58)	3,87 (58)***	4,04 (58)***	0,29 (58)	0,99 (58)	0,79 (58)
	♂a—b	0,07 (43)	0,90 (43)	0,89 (43)	0,00 (43)	0,69 (43)	0,60 (43)
	♀a—♂a	1,62 (59)	4,33 (59)***	2,38 (59)*	0,98 (59)	0,98 (59)	0,88 (59)
	♀b—♂b	0,71 (32)	1,02 (32)	1,99 (32)	0,20 (32)	2,05 (32)*	0,22 (32)
Parus a. ater	♀a—b	3,06 (30)**	0,26 (30)	1,28 (30)	0,00 (30)	1,33 (30)	3,75 (30)***
	♂a—b	3,50 (42)**	0,71 (42)	0,00 (42)	0,00 (42)	1,00 (42)	0,88 (42)
	♀a—♂a	5,76 (48)***	0,20 (48)	0,00 (48)	0,00 (48)	0,49 (48)	2,31 (48)*
	♀b—♂b	3,26 (24)**	0,83 (24)	0,97 (24)	0,00 (24)	0,35 (24)	0,13 (24)

Unterschiede sind statistisch gesichert mit: *$0{,}01<p<0{,}05$; **$0{,}001<p<0{,}01$; ***$p<0{,}001$

1) $n_1 + n_2 - 1$

Ergebnisse

Die ermittelten Körpermaße sind getrennt für Männchen und Weibchen in Bezug auf das Alter mit ihren Mittelwerten und Standardabweichungen in den Tabellen 1 und 2 aufgeführt.

Für die Kohlmeise (*Parus m. major*) ergeben sich bei manchen Körpermaßen zwischen dem Alter und Geschlecht der Individuen einige signifikante Unterschiede, und zwar sind die Körper-, Flügel- und Schwanzlänge bei mehrjährigen Weibchen größer als bei mehrjährigen Männchen ($0{,}01 < p < 0{,}05$), jedoch ist festzustellen, daß die durchschnittlichen Gewichte sowie die Differenz der Länge von mittlerer und erster Zehe (ohne Krallen) der mehrjährigen Männchen über denen der mehrjährigen Weibchen liegen ($0{,}01 < p < 0{,}05$ und $0{,}001 < p < 0{,}01$). Auch von zahlreichen anderen Autoren wurde gezeigt, daß die Männchen der Kohlmeise größer sind (z. B. Kluijver 1952; Owen 1954; Keil 1962; van Balen 1967; Winkel 1973; Flegge & Cox 1977 und Dhondt et al. 1979). Außerdem wiegen die mehrjährigen Individuen sowohl bei Männchen (signifikant, $0{,}01 < p < 0{,}05$) als auch bei Weibchen (allerdings nicht signifikant) mehr als die einjährigen, was mit den Ergebnissen von van Balen (1967) übereinstimmt aber von Winkel (1973) abweicht; er stellte fest, daß die mehrjährigen im Winter durchschnittlich um 0,2 g leichter sind als die einjährigen (allerdings nicht signifikant).

Auch bei *Parus lugubris anatoliae* finden sich hinsichtlich der verschiedenen Körpermaße Unterschiede, die in einigen Fällen zwischen den Geschlechtern und den Altersstadien statistisch gesichert sind; z. B. sind Körper- und Flügellänge sowie die Länge des Tarsometatarsus bei mehrjährigen Männchen signifikant ($p < 0{,}001$) größer als bei einjährigen. Ebenso liegen Körper- und Flügellänge sowie Tarsometatarsuslänge und Gewicht bei den mehrjährigen Männchen höher als bei den mehrjährigen Weibchen ($0{,}01 < p < 0{,}05$). Außerdem wurde festgestellt, daß Flügel- und Tarsometatarsuslänge der einjährigen Weibchen größer sind als bei den einjährigen Männchen ($0{,}01 < p < 0{,}05$). Eck (1980) untersuchte 22 Bälge der Trauermeise aus Kleinasien. Die von ihm mitgeteilten Flügel- und Schwanzwerte sind im Mittel etwas kleiner als die in Tabelle 1 aufgeführten Durchschnittswerte von lebenden Vögeln aus dem Beynamer Wald. Vermutlich läßt sich der morphologische Unterschied zu den anderen Subspecies dieser Art auch anhand dieser Daten deutlich sehen (vgl. Eck 1980).

Bei der Blaumeise (*Parus c. caeruleus*) zeigen die aufgeführten Maße der Flügel-und Schwanzlängen von mehr- und einjährigen Weibchen statistisch gesicherte Unterschiede ($p < 0{,}001$), und zwar sind diese Werte von einjährigen kleiner als die von mehrjährigen. Die in Tabelle 1 angegebenen Werte liegen über denen, die Flegg & Cox (1977) bzw. Perrins (1979) aus England mitteilten. Die Flügellänge ist bei den einjährigen Männchen größer als bei den einjährigen Weibchen ($p<0{,}001$), die Schwanzlänge liegt aber bei den mehrjährigen Weibchen höher als bei den einjährigen Männchen ($0{,}01<p<0{,}05$).

Die Körperlänge der Tannenmeise (*Parus a. ater*) unterscheidet sich zwischen mehr- und einjährigen Vögeln sowohl gleichen als auch unterschiedlichen Geschlechts, und zwar sind die mehrjährigen Männchen länger als die einjährigen, hingegen die mehrjährigen Weibchen kürzer als die einjährigen ($0{,}001<p<0{,}01$). Außerdem ist die Körperlänge bei den einjährigen Weibchen größer als bei den einjährigen Männchen; deshalb haben unter den mehrjährigen Tieren die Männchen eine größere Körperlänge als die Weibchen ($p<0{,}001$ und $0{,}001<p<0{,}01$). Das Gewicht der mehrjährigen Weibchen liegt höher als das der einjährigen und auch höher als das der einjährigen Männchen ($p<0{,}001$ und $0{,}01<p<0{,}05$). Die Gewichtswerte sind auch im Vergleich mit anderen Untersuchungsgebieten von Europa relativ hoch (vgl. Snow 1955 und Löhrl 1974).

Zusammenfassung

Bei den untersuchten vier Meisen-Arten wurden einige biometrische Daten (Körper-, Flügel-und Schwanzlänge, Länge des Tarsometatarsus, Längendifferenz zwischen der Mittelzehe und der ersten Zehe und Gewicht) gewonnen. Dabei wurde festgestellt, daß innerhalb der einzelnen Arten zwischen den Geschlechtern und den Altersgruppen einige signifikante Unterschiede bestehen, die im einzelnen aus den Tabellen zu entnehmen sind.

Summary

In this study some biometrical data, such as the lengths of body, wing, tail and tarsometatarsus, the difference in length between first and third phalanges (without claws) and weight of 4 tit species were determined. Some significant differences between sexes and age groups in each individual species were found as seen in Tables 1 and 2.

Özet

Incelenen dört Baştankara (*Parus* spp.) türünün vücut, kanat, kuyruk, tarsometatarsus uzunluğu, orta parmak-baş parmak arası meafe ve ağırlık gibi biometrik değerleri elde edilmiştir. Aynı türün farklı yaş ve eşeylerinde elde edilen değerler arasında istatistiki önemde bazı farklar olduğu berlirlenmiştir (Tablo 1 ve 2).

Literatur

Balen, J.H. van (1967): The significance of variations in body weight and wing length in the Great Tit, *Parus major*. — Ardea 55: 1—59.

Bub, H. (1978): Vogelfang und Vogelberingung. Teil 1. — Neue Brehm Bücherei Nr. 359. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.

Dhondt, A.A., R. Eyckerman & J. Huble (1979): Will Great Tits become Little Tits? — Biol. J. Linn. Soc. 11: 289—294.

Drost, R. (1951): Kennzeichen für Alter und Geschlecht bei Sperlingsvögeln. — Ornith. Merkbl. Nr. 1: 26 S.

Eck, S. (1980): Intraspezifische Evolution bei Graumeisen (Aves: Paridae: *Parus*, Subgenus *Poecile*). — Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 36, Nr. 9: 135—219.

Flegg, J.J.M., & C.J. Cox (1977): Morphometric studies of a population of Blue and Great Tits. — Ringing and Migration 1: 135—140.

Keil, W. (1962): Gewichte und Maße von im Winter gefangenen Kohlmeisen, *Parus major*. — Luscinia 35: 1—3.

Kiziroğlu, I. (1982): Brutbiologische Untersuchungen an vier Meisenarten (*Parus*) in der Umgebung von Ankara. — J. Orn. 123: 409—423.

Kluijver, H.N. (1952): Notes on the body weight and time of breeding in the Great Tit, *Parus m. major* L. — Ardea 40: 123—140.

Löhrl, H. (1974): Die Tannenmeise. — Neue Brehm Bücherei Nr. 472. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.

Owen, D.F. (1954): The winter weights of titmice. — Ibis 96: 299—309.

Perrins, C.M. (1979): British tits. — Collins, London.

Piechocki, R. (1979): Makroskopische Präparationstechnik. Teil I. Wirbeltiere. — Fischer, Jena.

Snow, D.W. (1955): Geographical variation of the Coal Tit, *Parus ater* L. — Ardea 43: 197—226.

Svensson, L. (1975): Identification guide to European Passerines. — Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.

Weber, W. (1972): Grundriß der biologischen Statistik. — Fischer, Jena.

Winkel, W. (1973): Über Wintergewichte bei Kohlmeisen (*Parus major*) im nördlichen Niedersachsen. — Vogelkundliche Berichte aus Niedersachsen 5: 8—12.

Anschrift des Verfassers: Dr. Ilhami Kiziroğlu, Hacettepe Üniversitesi, Fen Fak. Zooloji Bölümü, Beytepe Kampüsü/Ankara.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 4

Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln

von

ULRICH JOGER und WOLFGANG BISCHOFF

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Die Geckos der Kanarischen Inseln wurden bislang drei verschiedenen Taxa zugeordnet (vgl. Wermuth 1965): *Tarentola mauritanica* (mit der von Wermuth nicht anerkannten Unterart *angustimentalis* Steindachner) von den Ostinseln (Fuerteventura, Lobos, Lanzarote, Graciosa, Allegranza, Roque del Este), *T. delalandii delalandii* (Duméril & Bibron) von Teneriffa, Palma, Gomera und Hierro, sowie *T. delalandii boettgeri* Steindachner von Gran Canaria. Bereits Boettger & Müller (1914) bemerkten jedoch Zeichnungsunterschiede der Geckos von Gomera und Hierro von *delalandii*, wobei sie die Form von Hierro als ähnlich *T. d. boettgeri* bezeichneten. Taxonomische Konsequenzen zogen diese Autoren nicht. Bischoff (1982) diskutiert die zoogeographischen Beziehungen der Reptilien der vier kanarischen Westinseln und kommt zu dem Schluß, daß die Geckos von Gomera und Hierro nicht mit *delalandii* unterartgleich sind.

Durch die Beschaffung lebenden Materials von sämtlichen größeren Kanarischen Inseln war es nun möglich, die Stellung aller Kanarengeckos zu *delalandii* serologisch-immunologisch zu überprüfen. Die mit der quantitativen Präzipitin-Technik gemessenen genetischen Abstände der Serumalbumine sowie elektrophoretische und morphologische Befunde bestätigen, daß der Gecko von Hierro eine Unterart von *T. boettgeri* ist ¹), während der Gecko von Gomera eine *T. delalandii* nächst verwandte, aber eigenständige Art darstellt. Näheres zur Methodik soll in einem späteren Aufsatz veröffentlicht werden.

---

¹) Die Erhebung von *boettgeri* in den Artrang erwies sich im Rahmen einer Gesamtrevision der Gattung *Tarentola* als notwendig (Joger, in Vorbereitung).

Tarentola gomerensis n.sp.

Synonymie: *Tarentola delalandii* (part.): Boulenger 1885, Steindachner 1891
Tarentola delalandei (part.): Boettger & Müller 1914
Tarentola delalandii delalandii (part.): Loveridge 1947, Klemmer 1976

Holotypus: ZFMK 35207, ♀, leg. W. Bischoff & R. Hutterer, 8. VI. 1981 (Abb. 1)

Terra typica: Agulo, Gomera

Paratypen: 34 Exemplare, alle von Gomera: ZFMK 35215, 35232, 37247, 38472, ZSM 68/1979 (5 Ex.), NMW 17976 (6 Ex.), ZMH-R 01673—685, MHNP 98-64 (2 Ex.), -65 (2 Ex.), -66 (2 Ex.) ²)

Diagnose: Eine mittelgroße *Tarentola* (max. 72 mm Kopf-Rumpf), im Habitus *T. delalandii* vergleichbar, doch von dieser Art unterschieden durch:

1. dunklere Färbung mit nur schwach angedeuteten Querbinden, stattdessen unregelmäßig verteilt weiße Tüpfel, die stets auf den Rückentuberkeln liegen;
2. stärker gekielte Rückentuberkel, deutlich abstehende Schwanztuberkel;
3. erhöhte Zahl von Lamellen an der Unterseite der Zehen (Tab. 1);
4. höhere Zahl von Labialschildern (Tab. 1).

Beschreibung des Holotypus: Habitus: Rumpf kräftig gebaut, abgeflacht, Kopf verbreitert, Schnauze vorn gerundet. Schwanzbasis unverdickt, Schwanz hinter dem 1. Wirtel regeneriert, Regenerat gestreckt und zugespitzt. Verkalkte Endolymphsäcke beidseitig hinter den Ohröffnungen. Ohröffnungen bohnenförmig, schräggestellt. Zehen 1, 2 und 5 mit winzigen retraktilen Klauen, Zehen 3 und 4 mit großen Krallen. Zwei nahezu voll entwickelte Eier im Ovidukt.

Färbung (in Alkohol): dorsal dunkelgraue Grundfärbung mit 6 schwach angedeuteten dunklen Querbinden (eine im Nacken, drei zwischen den Ansatzstellen der Gliedmaßen, eine auf der Sakralregion, eine über der Schwanzbasis). Verstreute weiße Flecken, stets auf den Rückentuberkeln liegend (Abb. 1). Ventral schmutzig-grau. Kopfzeichnung aus dunklen Linien kaum erkennbar. Mentale und umliegende Schuppen sowie Labiala grau gewölkt.

Pholidose: 122 Schuppenreihen, um die Körpermitte gezählt, 40 Gularschuppen (längs gezählt, vom Mentale bis in die Höhe des Vorderrandes der Ohröffnung), 14 Interorbitalschuppen. 14 Längsreihen rundlicher Rückentuberkel, sowie einige zwischengestreute Einzeltuberkel, 24 Tuberkel-Querreihen zwischen den Hinterrändern von Vorder- und Hinterbeinansatz.

---

²) Abkürzungen: ZFMK = Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn; ZSM = Zoologische Staatssammlung München; NMW = Naturhistorisches Museum Wien; ZMH = Zoologisches Museum Hamburg; MHNP = Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; SMF = Natur-Museum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M.

Tuberkel in der Rückenmitte fast glatt, lateral und caudal (Sakralregion, Schwanzbasis) deutlich gekielt. 11 Lamellen unter den 1. Zehen (von der Zehenspitze bis zur Basis), weitere zwei verbreiterte Schuppen daran anschließend auf der Fußfläche. 15 Lamellen und Schuppen unter den 4. Zehen, 19 unter den 5. Zehen (jeweils bis zur Ansatzstelle der Zehe). 8/9 Sublabialia, 10/10 Supralabialia. Nasenöffnung von 1. Labiale, Rostrale und drei Nasalia umgeben. Eine Zwischenschuppe zwischen den Nasalia beider Seiten, dahinter drei Schuppen anschließend. Mentale nach caudal kaum verschmälert. ,,Augenlider'' mit 4 bzw. 5 Stacheln am caudalen Außenrand. 8 Tuberkel quer über der Sakralregion, ebenfalls 8 vorstehenden Tuberkel auf dem erhaltenen Schwanzwirtel. Rostrale teilweise geteilt.

Maße (mm): Kopf-Rumpf-Länge 61, davon Kopf 22.9, Schwanz (regeneriert) ab Kloake 36.5, Regenerat-Durchmesser proximal 5.3. Vorderbein 23, Hinterbein 31, 4. Zehe 5.1 lang, 2.2 breit. Kopfbreite 15.2, -höhe 7.0, Schnauzenlänge bis Augenvorderrand 7.7, Orbitalöffnung 4.0, Ohröffnung 1.8 hoch, 1.1 weit.

Variabilität der Paratypen: Die Färbung ist sehr konstant und erlaubt ein sofortiges sicheres Ansprechen der Art. Die Augen sind im Leben silbergrau gefärbt. Die Kielung der Rückentuberkel ist gewöhnlich stärker als beim Holoty-

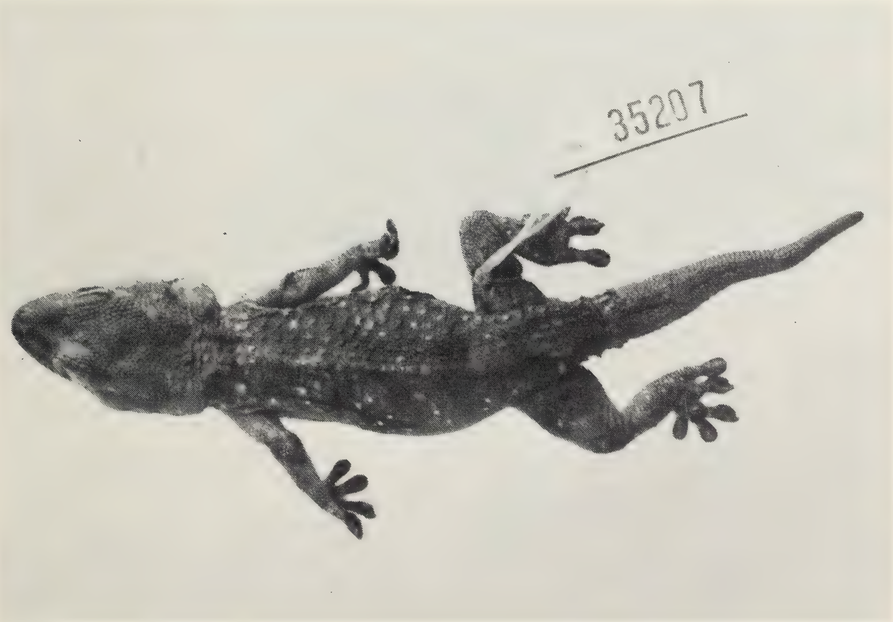


Abb. 1: Dorsalansicht des Holotypus von *Tarentola gomerensis* n. sp. Foto E. Schmitz, ZFMK.

pus. Bei unregenerierten Schwänzen stehen die Tuberkel seitlich stark ab. Ihre Zahl pro Wirtel vermindert sich caudad auf 6. Zur Variation der Schuppenwerte im Vergleich mit *T. delalandii* s. Tabelle 1. Geschlechtsdimorphismus in der Größe (♂ bis 72, ♀ bis 62 mm) und im Fehlen der retraktilen Klauen bei den ♂.

Verbreitung und Ökologie: Auf der Insel Gomera bis mindestens 700 m Meereshöhe. Die Tiere wurden ausschließlich in Steinhaufen und unter einzelnen Steinen, nie an Mauern oder Felswänden gefunden. Die entwickelten Eier des Holotypus deuten auf eine (zweite?) Fortpflanzungsperiode im Spätsommer.

Beziehungen und Begründung des Artstatus: *T. gomerensis* ist die Schwesterart von *T. delalandii*. Gemeinsamkeiten beider gegenüber *boettgeri* sind Körpergröße, höhere Schwanzwirtelzahlen und breitere, aber verhältnismäßig kürzere Zehen (Tab. 1). Die immunologische Distanz zwischen *T. gomerensis* und *T. delalandii* läßt eine Trennung der beiden Arten gleich nach dem Emportauchen der Vulkaninsel Gomera vor etwa 12—14 Millionen Jahren (Schmincke 1982) wahrscheinlich werden. Aufgrund dieses hohen Alters soll *gomerensis* als eine eigene Art angesehen werden. Durch Sympatrienachweis eindeutig gesicherte festländische *Tarentola*-Arten, wie *T. annularis*, *T. parvicarinata* und *T. ephippiata* (vgl. Joger 1980), haben eine weit geringere immunologische Distanz voneinander. Auch die Elektrophorese der Serumproteine weist *T. gomerensis* als eigenständige Form aus (Abb. 2).

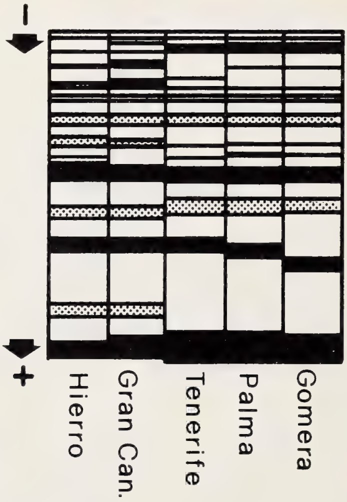


Abb. 2: Senkrechte Polyacrylamid-Elektrophorese der Serumproteine von Geckos der verschiedenen Inselpopulationen von *Tarentola delalandii* (s. lat.). Undeutlich erkennbare Banden sind gerastert. Pfeile = Laufrichtung. Puffer: Tris-Glycin, pH 8.7; Laufstrecke 4.5 cm; Laufzeit 4 h 12 min bei max. 100 V/72 mA.

Tabelle 1: Variation der Pholidose-Werte sowie einiger diagnostisch wichtiger Indices bei den Kanaren-Geckos. Angegeben sind jeweils Mittelwert±Standardabweichung (Variationsbreite in Klammern).

	Roques del Salmor	Hierro	Gran Canaria	Teneriffa	La Palma	Gomera
Sublabialia	(8—9)	8.60±0.63 (7—10)	8.65±0.57 (7—9)	8.27±0.83 (7—10)	8.33±0.59 (7—9)	9.17±0.66 (8—11)
Supralabialia	(9—10)	9.33±0.57 (8—10)	9.71±0.50 (8—10)	9.31±0.83 (7—11)	9.50±0.61 (8—10)	10.47±0.72 (9—13)
Schuppenreihen um die Körpermitte	(135—144)	115.94±11.73 (99—133)	119.91±10.00 (106—140)	123.63±10.67 (103—140)	126.90±8,50 (116—142)	125.73±9.05 (107—142)
Dorsaltuberkel Längsreihen	(15—16)	14.18±0.86 (13—16)	16.23±1.38 (13.5—18.5)	14.08±0.86 (13—16)	14.85±0.88 (13.5—16)	14.01±0.74 (12.5—15.5)
Dorsaltuberkel Querreihen	(24—28)	26.88±1.97 (24—31)	29.83±1.74 (27—33)	22.33±1.75 (20—26)	25.70±1.64 (23—28)	23.17±1.71 (20—26)
Lamellen unter der 1. Zehe	(11—12)	10.38±0.58 (9—11)	10.81±0.82 (9—12)	11.14±0.66 (9—12)	11.15±0.69 (10—12)	10.81±1.46 (9—12)
Lamellen + Schuppen unter der 4. Zehe	(15—16)	14.41±0.87 (13—16)	15.40±0.95 (14—17)	15.33±0.70 (14—17)	16.13±0.74 (15—17)	15.94±0.98 (13—18)
Lamellen + Schuppen unter der 5. Zehe	(18—19)	17.00±1.10 (15—19)	17.15±1.08 (15—19)	17.61±1.12 (16—19)	17.59±1.06 (16—19)	19.65±1.09 (17—22)
Interorbitalschuppen	(15—16)	14.65±0.81 (13—17)	16.33±0.92 (15—18)	15.56±1.20 (14—18)	14.90±1.20 (13—17)	15.66±1.21 (14—19)
Gularschuppen	(41—43)	40.97±3.72 (35—47)	43.38±4.71 (34—50)	41.00±3.63 (35—46)	41.70±3.40 (37—47)	42.52±3.33 (36—48)
Schwanzwirtel (nur komplette Schwänze)	—	22.75±1.89 (20—24) n = 4	22.88±1.81 (21—26) n = 8	25.17±1.84 (22—27) n = 6	24.50±0.58 (24—25) n = 4	24.82±1.33 (23—28) n = 17
Kopflänge/breite	(1.33—1.46)	1.54±0.11 (1.42—1.79)	1.45±0.10 (1.27—1.67)	1.48±0.10 (1.27—1.58)	1.44±0.12 (1.31—1.67)	1.50±0.10 (1.27—1.67)
4. Zehe Länge/Breite	(2.33—3.31)	2.94±0.32 (2.47—3.67)	3.15±0.25 (2.78—3.58)	2.49±0.42 (1.75—3.08)	2.62±0.28 (1.75—3.08)	2.69±0.47 (2.11—4.09)
n	3	20	24	18	10	32

Tarentola boettgeri hierrensis n.ssp.

Synonymie: *Tarentola delalandii* (part.): Boulenger 1885, Steindachner 1891
Tarentola delalandei (part.): Boettger & Müller 1914
Tarentola delalandii delalandii (part.): Loveridge 1947, Klemmer 1976
Tarentola delalandii ssp.: Bischoff, Nettmann & Rykena 1979

Holotypus: ZFMK 24906, ♂, leg. W. Bischoff, H.K. Nettman & S. Rykena, 14. XI. 1978 (Abb. 3)

Terra typica: Arenas blancas, westl. Sabinosa, Westspitze der Insel Hierro

Paratypen: 19 Exemplare, alle von Hierro: ZFMK 24902—905, 24907—911, SMF 38167—170, 40430—431, 64276—279

Diagnose: Als Angehöriger der Art *T. boettgeri* gekennzeichnet durch einen in einer tuberkelfreien Zone liegenden dorsalen Mittelstreif, Kleinwüchsigkeit (♂ 55 mm, ♀ 50 mm) und im Leben hellblaugraue, metallische Augenfarbe. Von *T. b. boettgeri* unterschieden durch

1. zierlicheren Körperbau mit schmalerem Kopf (Tab. 1);
2. 4—6 anstelle von 7—8 Querbinden bzw. -flecken auf dem (unregenerierten) Schwanz;
3. weniger Dorsaltuberkel (Tab. 1);
4. weniger Lamellen- und Schuppenreihen unter der 4. Zehe (Tab. 1);
5. weniger Interorbitalschuppen (Tab. 1).

Beschreibung des Holotypus: Habitus: Körper schlank, im Querschnitt halbrund. Kopf stark abgesetzt, dreieckig, relativ spitz zulaufend. Schwanz regeneriert, Regenerat dünn (4.0 mm im proximalen Drittel). Postkloakalregion seitlich aufgetrieben. Ohröffnung bohnenförmig, schräg gestellt. Zehen 3 und 4 mit, 1, 2 und 5 ohne Krallen.

Färbung (in Alkohol): dorsal mittel-graubraun mit dunkelbrauner Zeichnung: Kopfoberseite mit 3—4 undeutlichen, nach caudal offenen Bögen, eine Linie von der Nasenspitze (durch Orbitalöffnung unterbrochen) bis oberhalb der Ohröffnung, kleiner Fleck am Mundwinkel, angedeutete Linie vom Unterrand der Ohröffnung bis zur Mitte der Temporalregion. Supralabialia teilweise dunkel gefleckt. Auf dem Rücken sechs Querbinden: eine im Nackenbereich, drei zwischen den Ansätzen von Vorder- und Hinterbeinen, eine in der Sakralregion, eine über der Schwanzwurzel. Eine helle Medianlinie, die die Querbinden in je zwei Hälften teilt, über den gesamten Rücken. Einzelne undeutliche dunkle Flecken auf den Gliedmaßen. Ventral einheitlich schmutzigweiß.

Pholidose (Zählung wie bei *T. gomerensis*): 105 Schuppen um die Körpermitte, 36 Gularschuppen, 14 Interorbitalschuppen, 13 +/— vollständige Längsreihen Rückentuberkel, dazu einige zwischengestreute Einzeltuberkel; 31 Querreihen von Tuberkeln zwischen den Hinterseiten der Ansatzstellen von

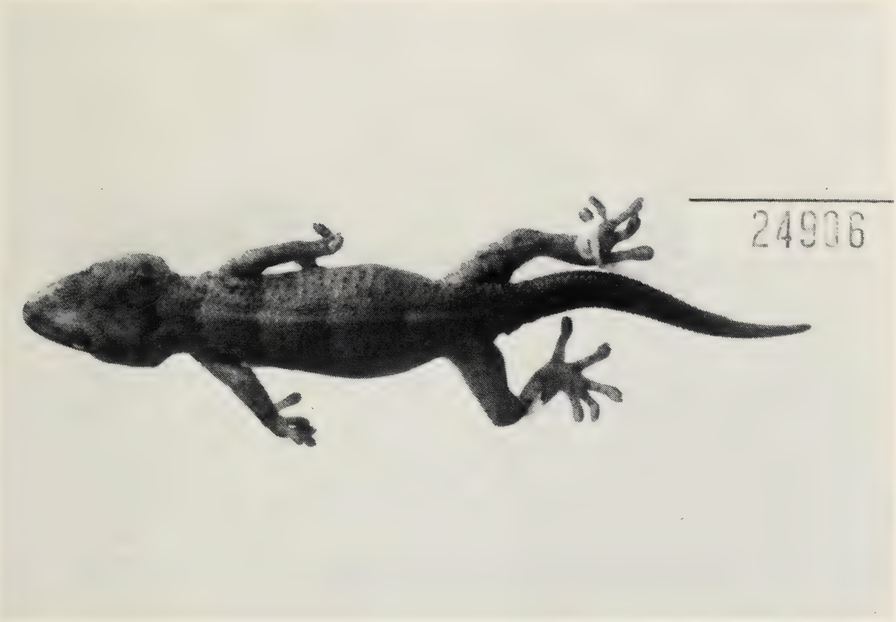


Abb. 3: Dorsalansicht des Holotypus von *Tarentola boettgeri hierrensis* n. ssp. Foto E. Schmitz, ZFMK.

Vorder- und Hinterextremitäten. 7 Tuberkel in einer Querreihe zwischen den Hinterbeinansätzen. Die Rückentuberkel sind glatt, nur in der Sakralregion ganz schwach gekielt. Im Bereich des hellen Medianstreifens lassen die Tuberkelreihen einen etwas breiteren Zwischenraum frei. 10 Lamellen unter den 1. Zehen, daran anschließend weitere 2 bzw. 3 vergrößerte Schuppen auf der Fußfläche. 14 verbreiterte Schuppen und Lamellen unter den 4. Zehen, mit der Zehenbasis abschließend. 17 Schuppen- und Lamellenreihen von der Basis bis zur Spitze der 5. Zehen. 9/9 Sublabialia, 9/10 Supralabialia. Nasenlöcher umgeben vom 1. Labiale, Rostrale und je drei Nasalia. Eine Zwischenschuppe zwischen den Nasalia, daran anschließend drei Schuppen. Rostrale teilweise geteilt. Mentale caudal spitz zulaufend und von zwei etwas vergrößerten Gularschuppen begrenzt. Hinterrand der ,,Augenlider'' mit 4 Stacheln versehen.

Maße (mm): Kopf-Rumpf-Länge 49.5, davon Kopf 15.3. Regenerierter Schwanz (von der Kloake gemessen) 32.9. Vorderbein 18, Hinterbein 25, 4. Zehe 4.3 lang, 1.4 breit. Kopfbreite 10.3, -höhe 6.0, Schnauzenlänge bis Augenvorderrand 6.0. Orbitalöffnung 3.3, Ohröffnung ca. 1 mm weit, 1.5 mm hoch.

Variabilität der Paratypen: die Zeichnung bietet ein einheitliches Bild. In einem Fall sind zwei Querbinden zu einer verschmolzen. Auch sind die Querbinden nicht immer ganz zweigeteilt, doch ist stets der helle Mittelstreif erkennbar. Kopfzeichnung häufig in Einzelflecken aufgelöst. Unregenerierte Schwänze haben 4—6 dunkle Querbinden, die caudad als schwächer ausgeprägte Flecken auftreten. Die Augen sind im Leben hellgraublau-metallisch schimmernd. Zur Variation der Schuppenwerte vgl. Tabelle 1. Geschlechtsdimorphismus in der Größe (maximale Kopf-Rumpf-Längen ♂ 55, ♀ 50 mm) und im Vorhandensein von retraktilen Klauen an den Zehen 1, 2 und 5 der ♀.

Verbreitung und Ökologie: Auf der Insel Hierro bis etwa 200 m Meereshöhe. Auf den nahe der Hauptinsel liegenden Roques del Salmor kommt dagegen *T. delalandii* vor (SMF 70170—172, vgl. Tabelle 1). Ökologische Beobachtungen im Lebensraum wurden bereits von Bischoff, Nettman & Rykena (1979) mitgeteilt. Die Geckos wurden stets am Boden, unter Steinen und in Steinhaufen gefunden, immer weit ab von menschlichen Siedlungen. In den Mauern alter Zisternen entdeckte Kotreste deuten darauf hin, daß die Tiere auch dort leben. Einige Monate alte Jungtiere waren Mitte November sehr häufig. Die Fortpflanzungszeit scheint demnach auch hier im Spätsommer zu liegen.

Beziehungen: Die Geckos von Hierro sind eindeutig zu *T. boettgeri* und nicht, wie bisher angenommen, zu *T. delalandii* zu stellen. Mit hoher Wahrscheinlichkeit synapomorphe Gemeinsamkeiten der Populationen von Hierro und Gran Canaria gegenüber *delalandii* und *gomerensis* sind Kleinwüchsigkeit, der in einer tuberkelfreien Zone liegende Medianstreif, die glatten Rückentuberkel, die Augenfarbe. Weiterhin haben beide *boettgeri*-Unterarten durchschnittlich schmalere, aber längere Zehen und weit weniger Schwanzwirtel als *delalandii* und *gomerensis* (Tab. 1). Die Unterschiede in der Zahl der Rückentuberkelreihen, von Steindachner (1891) ursprünglich als diagnostisch für *boettgeri* angenommen, sind nicht ganz so deutlich; die Werte überlappen stark.

Die morphologische Ähnlichkeit zwischen *hierrensis* und *boettgeri* spiegelt sich auch in dem fast identischen Serumproteinbanden-Muster wider (Abb. 2). Die immunologische Reaktion der Albumine von *boettgeri* und *hierrensis* gegen ein Anti*delalandii*albuminserum betrug 79.5 % (*T. b. boettgeri*) bzw. 76 % (*T. b. hierrensis*) und entspricht einer zeitlichen Trennung seit etwa 20 Millionen Jahren. Die Unterschiede zwischen *boettgeri* und *hierrensis* (s. Diagnose) sind relativ gering, so daß nur eine subspezifische Trennung zwischen beiden gerechtfertigt ist.

Danksagung

Für die bereitwillige Ausleihe von Material danken wir den Herren Dr. Gruber, München, Dr. Häupl und Dr. Tiedemann, Wien, Dr. Klemmer, Frankfurt, Prof. Koepcke, Hamburg, und Dr. Thireau, Paris. H.K. Nettmann und S. Rykena, Bremen, sei unser

Dank für nützliche Diskussionen und die Überlassung dreier *T. boettgeri hierrensis*-Nachzuchttiere für die Immunversuche, und Ulla Bischoff für ihre Hilfe bei der Rechenarbeit.

Zusammenfassung

Es werden zwei neue Geckos der Kanarischen Inseln beschrieben: *Tarentola gomerensis* n. sp. von Gomera ist verwandt mit *T. delalandii*, unterscheidet sich aber durch ein eigentümliches Rückenmuster (Abb. 1), eine stärkere Kielung der Dorsaltuberkel (besonders auf dem Schwanz), eine größere Anzahl von Schuppen und Lamellen unter den Zehen, eine größere Anzahl der Labialia (Tab. 1) und durch das Muster der Serumprotein-Elektrophorese (Abb. 2).

T. boettgeri hierrensis n. ssp. von Hierro ist nahe verwandt mit *T. (d.) boettgeri* von Gran Canaria, welche in den Art-Status erhoben werden muß. Beide unterscheiden sich von *T. delalandii* durch einen helleren Streifen in der Rückenmitte, welcher in einer verbreiterten Lücke zwischen den beiden innersten Dorsaltuberkelreihen liegt (Abb. 3). Weiterhin unterscheiden sie sich durch das Fehlen deutlicher Kiele auf den Tuberkeln, durch ihre helle bläulichgraue Augenfarbe (im Leben), eine geringere Größe, schmälere Zehen und weniger Schwanzwirtel (Tab. 1), und durch das Serum-Elektrophorese-Muster (Abb. 2). Die neue Unterart setzt sich ab von *b. boettgeri* durch eine noch geringere Größe (maximal 55 mm), weniger Querbänder und Flecken auf dem (unregenerierten) Schwanz (4—6), eine geringere Durchschnittsanzahl der Dorsaltuberkelreihen sowie der Schuppen und Lamellen unter den 4. Zehen und der Interorbitalschuppen (Tab. 1).

Morphologische und elektrophoretische Daten und taxonomische Schlußfolgerungen wurden immunologisch bestätigt (quantitativer Praezipitin-Test). Es ergibt sich eine etwa 12—14 Millionen Jahre zurückliegende Trennungszeit zwischen *T. gomerensis* und *T. delalandii*, und eine etwa 20 Millionen Jahre zurückliegende Trennungszeit zwischen *T. boettgeri* und *T. delalandii.*

Summary

Two new Geckos from the Canary Islands are described: *Tarentola gomerensis* n. sp. from Gomera is allied to *T. delalandii*, but differs in a very distinctive dorsal pattern (fig. 1), in a stronger keeling of dorsal tubercles (especially on the tail), in a higher number of scales and lamellae under toes, a higher number of labials (tab. 1), and in serum protein electrophoresis pattern (fig. 2).

T. boettgeri hierrensis n. ssp. from Hierro is closely allied to *T. (d.) boettgeri* from Gran Canaria, which has to be raised to species status. Both differ from *T. delalandii* in a light median dorsal stripe which is corresponding to an enlarged gap between the two innermost rows of dorsal tubercles (fig. 3), in the lack of distinct keels on the tubercles, in their light-bluish grey colour of the eyes (in life), in a smaller size, in narrower toes and fewer tail verticles (tab. 1), and in serum electrophoresis pattern (fig. 2). The new subspecies is distinct from *b. boettgeri* by a still smaller size (maximum 55 mm), fewer bands and patches on (unregenerated) tails (4—6), a lower average number of rows of dorsal tubercles as well as of scales and lamellae under the fourth toes and of interorbital scales (tab. 1).

Morphological and electrophoretical data and taxonomical conclusions were confirmed immunologically (quantitative precipitin test), yielding a separation age of ap-

proximately 12—14 m.y.b.p. for *T. gomerensis* and 20 m.y.b.p. for *T. boettgeri*, both from *T. delalandii.*

Resumen

Se describen dos Gecónidos de las islas Canarias: *Tarentola gomerensis* n. sp., emparentada con *T. delalandii*, se diferencia de esta por un patrón de coloración dorsal característico (fig. 1), tubérculos dorsales más claramente carenados (especialmente en la cola), mayor número de labiales (tab. 1) y por el patrón electroforético de las proteinas del suero sanguíneo (fig. 2).

T. boettgeri hierrensis n. ssp. está cercanamente emparentada con *T. (d.) boettgeri* de Gran Canaria, a la cual debe atribuirse rango de especie. Ambas se diferencian de *T. delalandii* por una estría medial de color claro en el dorso, que se encuentra en el espacio entre las dos corridas internas de tubérculos dorsales (fig. 3). Además se diferencian por faltar quillas conspicuas sobre los tubérculos, por el color gris azulado claro de los ojos de los animales vivos, menor tamaño, dedos más estrechos y menos segmentos caudales, (tab. 1). Además el patrón electroforético del suero sanguíneo es diferente (fig. 2). La nueva subespecie difiere de *b. boettgeri* por un tamaño aún menor (máximo 55 mm), menor cantidad de bandas transversales y de manchas en la cola (no regenerada) (4—6), un número menor de filas de tubérculos dorsales, de escamas y lamelas bajo los 4os dedos y de escamas interorbitales (tab. 1).

Datos morfológicos y electroforéticos, tal como las conclusiones taxonómicas fueron comprobadas imunologicamente (test cuantitativo de precipitina). De ello se desprende una separación de aproximadamente 12—14 millones de años entre *T. gomerensis* y *T. delalandii* y una separación de alrededor de 20 millones de años entre *T. boettgeri* y *T. delalandii.*

Literatur

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr., 33 (2—4): 363—382.

—, H.-K. Nettman & S. Rykena (1979): Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. — Salamandra, 15 (3): 158—175.

Boettger, C.R., & L. Müller (1914): Preliminary notes on the local races of some Canarian lizards. — Ann. Mag. nat. Hist., (8) 14: 67—78.

Joger, U. (1980): Eine neue Art der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) aus Westafrika. — Amphibia—Reptilia, 1: 137—147.

Schmincke, H.-U. (1982): Volcanic and chemical evolution of the Canary Islands. — In: Rad, U. v., K. Hinz, M. Sarntheim & E. Seibold: Geology of the Northwest African continental margin, 273—306. — Berlin & Heidelberg (Springer).

Steindachner, F. (1891): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Ann. k. k. Hofmus. Wien, 6: 287—306.

Wermuth, H. (1965): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae. — Das Tierreich, Berlin, 80: I—XXII, 1—246.

Anschrift der Verfasser: Ulrich Joger und Wolfgang Bischoff, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 4

A new subspecies of the Asiatic pit viper *Agkistrodon halys* Pallas, 1776 (Serpentes, Viperidae) from Afghanistan

by

GÖRAN NILSON

University of Göteborg, Department of Zoology

The genus *Agkistrodon* is widely distributed in central Asia, but has so far been encountered from Afghanistan on only two occasions. Leviton & Anderson (1970) mentioned two specimens of *Agkistrodon* in the herpetological collection in Universitetets Zoologiske Museum in Copenhagen and which they believed were *A. halys* Pallas and *A. himalayanus* (Günther), respectively, due to the collecting localities. They originated from Sauzak Pass near Herat, northwestern Afghanistan and Wama (Nama), Nuristan, eastern Afghanistan. The *"halys"* specimen (ZMUC-R6912) showed after examination to be *A. intermedius caucasicus* Nikolsky and this is the easternmost known locality of this taxon (Gloyd & Conant, 1982). The *"himalayanus"* specimen appeared, after reexamination, to be a *Vipera lebetina* (L.) (Rasmussen, in litt.).

A second occurrence of *Agkistrodon* from Afghanistan was brought to my attention by Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig in Bonn. Two specimens of *Agkistrodon*, one of which is deposited in the Museum (ZFMK) in Bonn, were collected by Prof. Ernst Kullmann in the Andarab Valley, province of Baghlan, eastern Afghanistan, at an altitude of 2500 m. These are the first known specimens of *Agkistrodon* from eastern Afghanistan and likewise the first confirmed record of *A. halys* from that country.

The taxonomic position of the different populations of *Agkistrodon* in central and eastern Asia has been confusing or contradictory during the past (e.g. Rendahl, 1933; Pope, 1935; Nikolsky, 1964; Terentev & Chernov, 1965; Lü, 1977; Zhao et al., 1979) with obvious difficulties in delimiting valid taxa. However, a recent series of revisions (Gloyd, 1972; 1977; Gloyd & Conant, 1982) have satisfactorily elucidated the systematics in this difficult group of pitvipers. In the light of these facts it is quite clear that the two specimens of *Agkistrodon halys* from eastern Afghanistan represent a geographically well separated and isolated population. As it is also morphologically distinct I hereby describe this taxon as:

Agkistrodon halys boehmei ssp.n.

Holotype. ZFMK 8648, adult female from Andarab valley, province of Baghlan, at 2500 m altitude, east Afghanistan. Collected by Ernst Kullmann, 1971. Figure 1.

Paratype. Zool. Museum Kabul University 2637 may be regarded as a paratype. It bears the same locality, date, and collector as the holotype. Some information on this specimen was provided by Dr. W. Böhme, Bonn, who had it in his care during 1972. Unfortunately the specimen had to be returned to the Kabul Museum the same year, and the snake subsequently has not been available for examination.

Diagnosis. Pattern consisting of dark lateral subcircular blotches, each one alternating with or opposite the corresponding blotch on the other side of the body. The blotches, about forty in number, extend only down to scale rows seven or eight laterally. At midbody scale rows are 23, apical pits absent. The holotype differs from female *A. h. cognatus* Gloyd by having a lower number of ventrals, subcaudals, and a relatively shorter tail; from *A. h. halys* in having a considerably lower number of ventrals and seven supralabials (normally eight in *halys*), and from *A. h. caraganus* (Eichwald) in having a smaller number of large dorsal blotches, seven supralabials (normally eight in *caraganus*) and the anterior nasal slightly larger than the posterior (about twice the size of posterior nasal in *caraganus*). From the central Asian subspecies of *A. intermedius* (Strauch) (*caucasicus* and *intermedius*) *boehmei* differs in the absence of apical pits and in having a pattern of lateral subcircular blotches.

Description of holotype. The arrangement of the head plates is similar to that of other subspecies of *A. halys*. Internasals wider than long, posteriormost corner on right side in contact with loreal. Anterior margin of prefrontals obtusely rounded. Frontal pentangular with anterior margin bluntly pointed and posterior corner penetrating weakly into a suture between the parietals. Supraocular twice as long as wide. Parietals one and a half time as long as wide. Upper margin of rostral about half as long (44 %) as the suture between rostral and anterior nasal. Anterior nasal about 1.3 times as large as posterior. Nostril in the suture between the nasals. One squarish loreal on each side, bordered above with the internasals and below with the prefoveals. Two pre- and two postoculars on each side. Upper preocular extending up to canthus rostralis, lower preocular forming posterior dorsal border of pit. Upper postocular small, lower extending below orbit, separated from lower preocular by third supralabial which is in broad contact with eye. Elongated postfoveal forming lower border of pit, separated from orbit. Three large lower temporals in one row, anterior largest. Upper temporals in one to three oblique rows. Seven supralabials on each side, third largest and in contact with eye. Eleven sublabials on each side with first pair in contact behind mental. Anterior chinshields large, twice as long as broad.

Snout slightly raised. Dorsal scales, except lowermost row, strongly keeled on body and tail, without apical pits. Ventrals 2 + 153, anal 1, subcaudals 35/35 + 1 and scale reduction formula as follows:

$$23 \, \frac{-5(93)}{-5(86)} \, 21 \, \frac{-5(103)}{-5(106)} \, 19 \, \frac{-4(118)}{-5(115)} \, 17(153)$$

Total length 43.8 cm and tail 4.9 cm, which is equal to 11.2 % of total length.

Dorsal ground colour light grey with brown or brownish grey pattern on body and head. Markings on head typical of *A. halys* and containing a regular median brown bar across the supraoculars and frontal, a darker brown spot covers posterior parts of internasals and anterior and mesial parts of prefrontals. Dark oblique bands from posterior borders of supraoculars extend backwards across upper temporals and a second pair of bands run from posterior borders of parietals backwards, separated by a narrow greyish white stripe. These last markings constitute the start of the dorsal pattern. A uniform brown postorbital band extends from the lower postocular across the large lower temporals and backwards along the side of neck to level of fifth ventral. Above, this band is bordered by a light stripe which runs backwards from the upper postocular. A single dark spot covers the anterior nasal and first supralabial. Another dark spot covers the area between eye and pit. Rostral and the rest of the side of head, including lower half of posterior supralabials whitish with dark grey stippling. Mental and all sublabials externally with light central areas which are dark grey ventrally.

Pattern consists mainly of pairs of uniform brown lateral subcircular blotches, incompletely edged with black, and alternating with or opposite to corresponding blotch on the other side of body. Blotches in some cases are connected to form broad crossbands. The blotches are three to four scales wide laterally and extend down the sides to scale rows seven or eight. The greyish white areas that separate the blotches laterally and dorsally are about one scale wide. Forty-one blotches on each side of body and ten on tail. One lateral series of dark spots on scale rows four to six is a continuation from the dark temporal band and is sometimes united to form short longitudinal bands on body. A second lateral row of still darker spots runs on scale rows one and two and often overlaps the lateral edges of ventrals. Terminal spine on tail light brown. Throat and belly densely stipped with dark grey.

Variation. Nothing is known about the scalation in the single paratype, which has not been available for comparison. However, the pattern of ovoid alternating lateral blotches also occurred in that specimen. According to Böhme (in litt. 81-11-10), who had both snakes in his care during 1972, ''the two specimens were virtually identical in this respect".

Remarks. The well developed pattern of alternating ovoid semicircles seems to be a morphological character with diagnostic value for this taxon. The pattern is similar to that occurring in *A. blomhoffii* Boie. The diagnostic significance of the scalation characters is, however, not possible to evaluate until more material of *A. h. boehmei* is available for study. The low number of ventrals

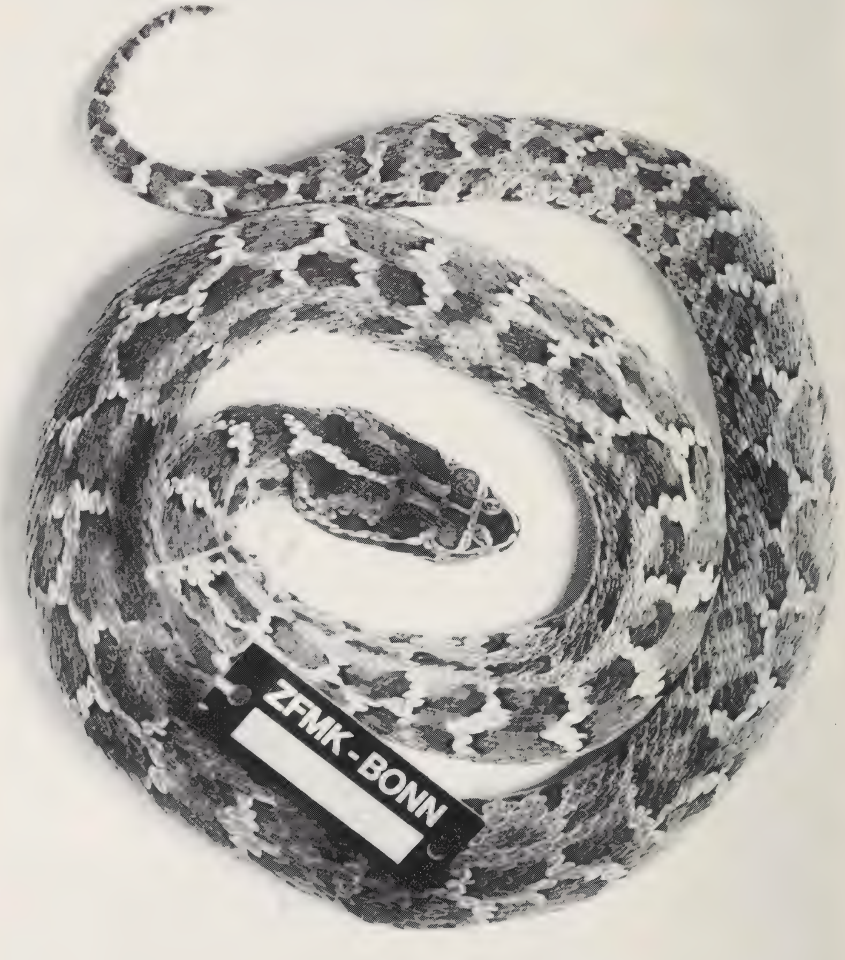
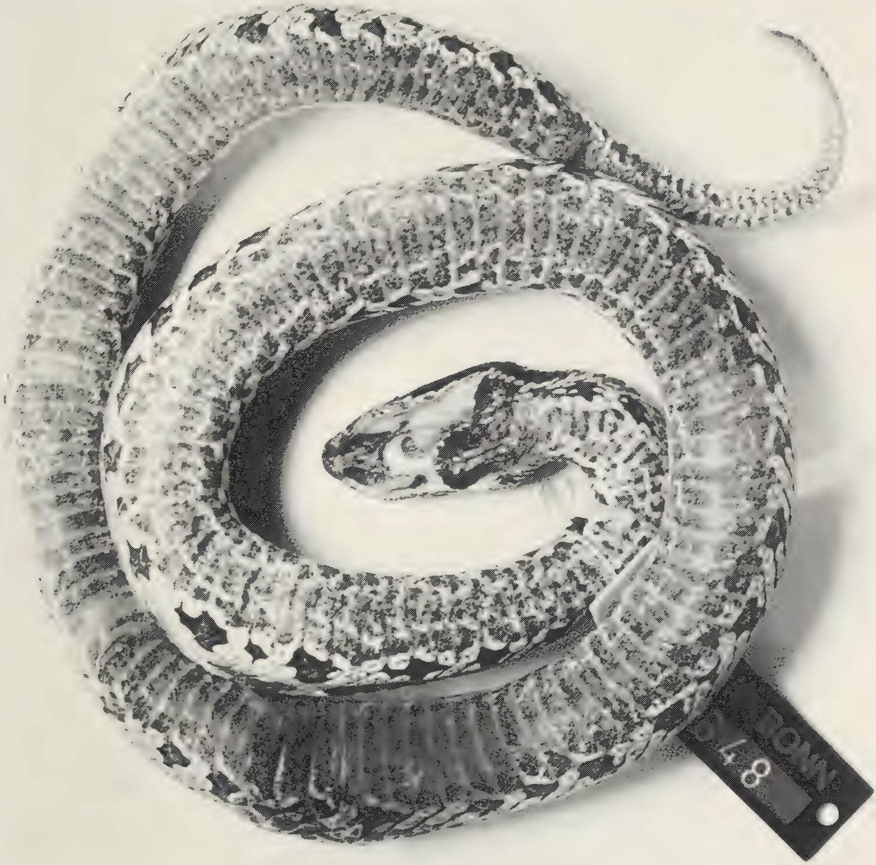


Fig. 1: Dorsal and ventral views of the holotype (ZFMK 8648) of *Agkistrodon halys boehmei*, ssp.n. — Photo Göteborg Natural History Museum (Håkan Berg).



(155) seems to separate it from *A. h. halys* (155—187, $\bar{x} = 166$) (Terentev & Chernov, 1965) as well as from females of *A. h. cognatus* Gloyd (156—165, $\bar{x} = 160.3$) (Gloyd, 1977). The latter subspecies also seems to have a higher subcaudal count in females (36—43, $\bar{x} = 40.3$) (Gloyd, 1977) compared to *boehmei* (35 + 1). The low number of subcaudals also seems to reflect a relatively short tail (11.2 % of total length) compared to females of *cognatus* for which Gloyd (1977) gives the range 11.6—13.5 ($\bar{x} = 12.7$ %) in text but 10.8—13.5 ($\bar{x} = 12.5$) in a table. The number of sublabials is normally ten in *cognatus* but eleven in the single *boehmei*. The number of supralabials is seven in both *boehmei* and *cognatus* but normally eight in *caraganus*. From *caraganus* it also differs in having a lower number of dorsal blotches, which are only one to two scale rows wide in *A. h. caraganus* but three to four scales wide in *A. h. boehmei*.

Discussion. The different populations of the polytypic species *A. halys* are distributed over a large area of central Asia. The known range of the species is divided into four different and widely separated regions. These are southern Siberia, USSR and Mongolia (*A. h. halys*); northern end of the Caspian Sea to eastern Kazakhstan and Kirgiziya, USSR (*A. h. caraganus*); Tsinghai and Kansu and perhaps Shansi in north central China (*A. h. cognatus*) (Gloyd & Conant, 1982) and finally *A. h. boehmei* from the Andarab valley in eastern Afghanistan. Of these four subspecies of *A. halys*, three (*halys*, *caraganus* and *cognatus*) seem to be distributed over larger areas, whereas *boehmei* so far is known only from the region of the Andarab valley. All four subspecies also seem to be well separated geographically from each other based on the literature and available specimens.

Much of the entire range of *A. halys* is also inhabited by the similar polytypic and closely related ''sibling species'' *A. intermedius* (Strauch) which likewise is lacking in most of Afghanistan as well as in adjacent USSR and China (Bannikov et al., 1977; Zhao et al., 1979; Gloyd & Conant, 1982). *A. intermedius* agrees with *A. halys* by also having 23 scale rows on midbody, but differs from *A. halys* by having paired apical pits on dorsal scales and relatively broader dark crossbands on body (Gloyd & Conant, 1982). *A. intermedius caucasicus* is the most closely distributed subspecies, with its main distribution in areas around the southern parts of the Caspian Sea. Besides the pattern and absence of apical pits, *A. h. boehmei* differs from *caucasicus* in having a dark belly, a dark central area of lateral blotches, and a light tail tip. *A. i. caucasicus* has a lighter belly, light central areas of the dark dorsal bands and dark tail tip. Furthermore, *caucasicus* normally has a lower number of dorsal bands (33—40, $\bar{x} = 36.5$) than *boehmei* (41), a broad upper margin of rostral (65—85 % of the suture between rostral and anterior nasal; 44 % in *boehmei*) and in having a comparatively small posterior nasal (about 50—70 % of anterior nasal; about equal in *boehmei*). *A. i. intermedius* has a higher ventral count (159—178; $\bar{x} = 169.4$) compared to *A. h. boehmei* (153).

Also closely related, but with allopatric distribution is *A. blomhoffii*, which, however, has apical pits and only 21 scale rows on midbody (Gloyd & Conant, 1982). Apart from *A. h. boehmei*, *A. blomhoffii* also differs from all forms of *A. halys* and *A. intermedius* by having paired dark blotches on the body.

Agkistrodon halys boehmei seems to be an isolated high alpine relict population from a formerly larger distribution of the species. Those parts of Asia are rich in isolated endemic taxa which often are remnants from earlier more extensive distributions (Anderson, 1968). The high alpine *Vipera latifii* Mertens, Darevsky & Klemmer in northern Iran is a parallel case within the same family of snakes. Within *A. halys* there are also marked different biogeographical distribution patterns. Both *A. h. halys* and *A. h. cognatus* occur in areas (e.g. Pope, 1935; Gloyd, 1977; Rendahl, 1933) which are quite mountainous. This is also the case for *A. h. boehmei* (2500 m. altitude) while *A. h. caraganus* is restricted to areas between the northern Caspian Sea and lake Balchasj in USSR (Bannikov et al., 1977; Gloyd & Conant, 1982), which are plain lowland steppes. In this respect, *A. halys* is a parallel case to the Euroasian meadow vipers with *Vipera ursinii rakosiensis* Knoepffler & Sochurek and *V. u. renardi* (Christoph) as widely (or formerly so) distributed lowland steppe forms and with their alpine counterparts in *V. u. ursinii* (Bonaparte) subspecies-group and *V. u. ebneri* Knoepffler & Sochurek respectively.

Acknowledgements

I am specially grateful to my friend and collegue Wolfgang Böhme who generously gave me the opportunity to describe this new taxon. Wolfgang Böhme is deeply engaged in research of the Old World herpetofauna including Afghanistan and this new subspecies is named after him.

I am also grateful to Jens Rasmussen, Zoologisk Museum, Copenhagen and Carl Edelstam, Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm as well as to Naturhistoriska Museet in Göteborg for making specimens of *Agkistrodon* available for comparison.

I am much obliged to Professor Roger Conant for reading the manuscript and for his numerous valuable suggestions. Finally, I would also like to thank Claes Andrén for carefully reading the manuscript and Börje Flärdh for technical assistance.

Summary

Agkistrodon halys boehmei ssp.n. is described from eastern Afghanistan. It is closely related to other subspecies of *A. halys* but differs in having a pattern of alternating semicircles on the body. The population is found at high altitudes (2500 m) and seems to be geographically well separated from other taxa of *Agkistrodon* in Central Asia. *A. h. boehmei* differs from *A. intermedius* in lacking apical pits and from *A. blomhoffii* in having 23 midbody scale rows.

Zusammenfassung

Eine neue Unterart der asiatischen Grubenotter *Agkistrodon halys* Pallas, 1776 (Serpentes, Viperidae) aus Afghanistan

Eine neue Unterart, *Agkistrodon halys boehmei*, wird aus dem Nordosten Afghanistans beschrieben. Sie unterscheidet sich von den anderen Subspezies der Art durch ein Muster alternierend angeordneter halbkreisförmiger Flecken auf dem Rumpf. Sie wurde in 2500 m Höhe gefunden und bildet offenbar eine Gebirgspopulation, die von den anderen *Agkistrodon*-Populationen Zentralasiens geographisch abgesondert ist. *A. h. boehmei* unterscheidet sich von *A. intermedius* durch das Fehlen apikaler Gruben auf den Dorsalschuppen und von *A. blomhoffii* durch den Besitz von 23 Schuppenreihen um die Körpermitte.

Literature cited

Anderson, S.C. (1968): Zoogeographic analysis of the lizard fauna of Iran. — In: Fisher, W.B. (ed.): The Cambridge History of Iran, 1: 305—371. Cambridge University Press, Cambridge.

Bannikov, A.G., I.S. Darevsky, W.G. Jszczenko, A.K. Rustamov & N.N. Shcherbak (1977): Opredelitelj zemnovodnych i presmykajuscichsja fauny SSSR. — 414 pp. Moskva.

Gloyd, H.K. (1972): The Korean snakes of the genus *Agkistrodon* (Crotalidae). — Proc. biol. Soc. Washington, 85: 557—578.

— (1977): Descriptions of new taxa of Crotalid snakes from China and Ceylon (Sri Lanka). — Proc. biol. Soc. Washington, 90: 1002—1015.

— & R. Conant (1982): The classification of the *Agkistrodon halys* complex. — Jap. J. Herpetol., 9 (3): 75—78.

Leviton, A.E., & S.C. Anderson (1970): The amphibians and reptiles of Afghanistan, a checklist and key to the herpetofauna. — Proc. Calif. Acad. Sci., 38: 163—206.

Lü, W. (1977): On the infraspecific categories of *Agkistrodon halys* in China. — Acta zool. sinica, 23 (3): 318—323.

Nikolski, A.M. (1964): Fauna of Russia and adjacent countries, Reptiles, vol. 2. — vi + 247 p., 64 fig., 7 pl. (Translation of work from 1916). Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.

Pope, C.H. (1935): The reptiles of China. — iii + 604 pp., vol. 10 of Natural History of Central Asia. American Museum of Natural History, New York.

Rendahl, H. (1933): Die Unterarten des *Ancistrodon halys* Pall. nebst einigen Bemerkungen zur Herpetologie Zentralasiens. — Ark. Zool., 25 (8): 1—33.

Terentev, P.V., & S.A. Chernov (1965): Key to amphibians and reptiles. Ed. 3. — 315 pp. (Translations of work of 1949). Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.

Zhao, Er-mi, Yao-ming Jiang & Qing-yun Huang (1979): On infraspecific categories of Pallas' pit viper in China. — Acta herpetol. sinica, 1 (2): 1—12.

Author's address: Dr. Göran Nilson, University of Göteborg, Department of Zoology, Box 250 59, S-400 31 Göteborg, Sweden.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 4

Philonthus afghans du Muséum A. Koenig de Bonn avec description de quatre espèces nouvelles (Coleoptera, Staphylinidae)

par

H. COIFFAIT

Laboratoire de Zoologie de l'Université Paul Sabatier, Toulouse

Le Dr Roer m'a soumis un important lot de *Philonthus* conservés au Muséum A. Koenig de Bonn (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, ZFMK), récoltés en Afghanistan par J. Klapperich et jadis étudiés par feu le Dr Scheerpeltz. Mais le résultat de cette étude n'a jamais été publié. Depuis lors, une des espèces nouvelles séparées par Scheerpeltz a été décrite par moi sous le nom de *Ph. eppelsheimi*. D'autre part Scheerpeltz a décrit en 1960 sur 2 ♀ un *Ph. nuristanicus* qui est sûrement une espèce différente du couple, ♂ et ♀, figurant sous ce nom dans le lot qui m'a été soumis. La provenance est d'ailleurs différente.

Liste des espèces

Rabigus basipilosus Shub., 1908. — Nouristan, Bashgultal, 2700 m, 1 ♀; Pagmangebirge, 2400 m, 2 ♀.

Philonthus dimidiatipennis Er., 1840. — Environs de Kabul, 1740 m, 13 ♂ et 7 ♀; Pagmangebirge, 2400 m, 2 ♂ et 1 ♀.

Philonthus ledouxi Coiff., 1978. — Environs de Kabul, 1700 m, 1 ♀; Pagmangebirge, 2400 m, 2 ♀.

Philonthus arachosicus, n.sp. = *nuristanicus* Scheerp. i.l. [nec Scheerpeltz, 1960] — Nouristan, Bashgultal, 1100 m, 1 ♂; Asmar, Minartal, 900 m, 1 ♂.

Philonthus gemelloides, n.sp. — Nouristan, Bashgultal, 1150 m, 1 ♂ et 1 ♀.

Philonthus rotundicollis Men., 1832. — Nombreuses localités et nombreux exemplaires.

Philonthus pachycephalus Nordm., 1837 = *sordidus* Grav., 1802 [nec Marsham, 1802]. — Nombreuses localités.

Philonthus cruentatus Gmel., 1790. — Nombreuses localités.

Philonthus atratus Grav., 1802 = *badakschanensis* Scheerp. i.l. — Badakschan, Schiva, 2800 m, 2 ♂ et 3 ♀.

Philonthus nitidicollis Boisd., 1835 = *bimaculatus* Grav., 1802 [nec Schrank, 1798]. — Kukschatal, Pul-e-Nou, 1100 m, 1 ♀.

Philonthus dimidiatus Sahlb., 1817 = *coruscoides* Scheerp. i.l. — Kukschatal, Pul-e-Nou, 1100 m, 5 ♂ et 4 ♀; Badakschan, Schiva, 2800 m, 5 ♂; Nouristan, Kutia, 1400 m, 1 ♂; Nouristan, Bashgultal, 1150 m, 2 ♂ et 5 ♀; environs de Kaboul, 1700 m, 2 ♂ et 2 ♀.

Philonthus corruscus Grav., 1802. — Pagmangebirge, 2100 m, 1 ♀.

Philonthus ochropus Grav., 1802 = *concinnus* Grav., 1802 (nec Marsham, 1807). — Nombreux exemplaires et nombreuses localités.

Philonthus eppelsheimi Coiff., 1967 = *bashgulensis* Scheerp. i.l. = *angulosus* Scheerp. i.l. — Pagmangebirge, 2300 m, 2 ♂ et 2 ♀; Nouristan, Bashgultal, 1200 m, 2 ♂ et 2 ♀.

Philonthus batotensis Cam., 1932. — Nouristan, Bashgultal, 1100 m, 2 ♀; Pagmangebirge, 2300 m, 1 ♀.

Philonthus persimilis Cam., 1926 (?). — Nouristan, Bashgultal, 1100 m, 2 ♀; Kumartal, Asmar, 900 m, 2 ♀.

Philonthus gilvisuturatus, n.sp. — Nouristan, Bashgultal, 1150 m, 1 ♂.

Philonthus pagmanensis, n.sp. — Pagmangebirge, 2300 m, 1 ♀.

Spatulonthus parvicornis Grav., 1802 = *agilis* Grav., 1806. — Badakschan, Fenzabad, 1450 m, 1 ♀.

Description des formes nouvelles

Philonthus arachosicus n.sp. = *nuristanicus* Scheerpeltz i.l. [nec Scheerpeltz, 1960]

Type: un ♂ , Bashgultal, 1100 m, Nuristan, Afghanistan, 14-VII-52, Klapperich leg., ZFMK; paratype: une ♀ , Asmar, 900 m, Kunartal, Afghanistan, 3-IV-53, Klapperich leg., ma collection.

Fig. 1 A, B, C. — Long. 9 à 10 mm. Noir avec les pattes, la base des antennes et les pièces buccales jaune rouge, sommet des antennes et tibias un peu plus foncés, jaune brun, Tête ovale, légèrement plus longue que large, les angles postérieurs complètement effacés; les yeux presque aussi longs que les tempes mesurées jusqu'au cou; points frontaux largement écartés, très proches des points oculaires antérieurs; tempes éparsement ponctuées, tout le reste de la tête non ponctué, brillant, bien que présentant une légère microréticulation visible seulement à fort grossissement. Antennes allongées, le second article à peine plus court que le premier, le troisième égal au second, les suivants diminuant progressivement de longueur, les avant derniers aussi longs que larges. Pronotum subparallèle, à peine rétréci vers l'avant, à peine plus large que la tête, les séries dorsales formées de 1 + 4 points assez forts, les côtés avec 3 ou 4 points semblables dans leur moitié antérieure, toute la surface brillante, couverte d'une très légère microréticulation comme la tête.

Scutellum densément et assez fortement ponctué. Elytres sensiblement aussi longs que larges, aussi longs et légèrement plus larges que le pronotum, leurs côtés parallèles, leur surface couverte d'une ponctuation assez forte et dense, les points séparés par des intervalles en moyenne moindres que leur diamètre. Ailes membraneuses bien développées. Abdomen avec une ponctuation dense, à la base beaucoup moins grosse que celle des élytres, devenant nettement plus fine et plus écartée vers le sommet. Tarses postérieurs à premier article aussi long que les trois suivants pris ensemble, un peu plus long que le dernier.

Tarses antérieurs dilatés dans les deux sexes, un peu plus fortement chez le ♂ que chez la ♀, sternite du pygidium du ♂ peu profondément échancré.

Edéage court et épais, le lobe médian rétréci au sommet en une pointe fortement émoussée, denté en dessous au niveau du paramère, celui-ci beaucoup plus court et beaucoup plus étroit que le lobe médian, divisé au sommet en 2 lobes accolés portant chacun une quinzaine de tubercules sensoriels noirs irrégulièrement disposés dans la région apicale, chacun avec une paire de fines soies apicales, et une paire de soies latérales.

Cette espèce appartient au groupe de *Q. erythropus* (Coiffait 1974). Elle est très proche de ce dernier, mais chez *erythropus* la tête est carrée à angles postérieurs marqués quoique arrondis et l'édéage est de forme un peu différente, beaucoup plus large au sommet.

Philonthus gemelloides **Scheerpeltz i.l., n.sp.**

Type: un ♂, Bashgultal, 1150 m, Nuristan, Afghanistan, 9-V-53, Klapperich leg., ZFMK; paratype: une ♀, même provenance, ma collection.

Fig. 1 D, E, F. — Long. 7 mm. Noir de poix avec les pattes, les palpes, la base des antennes jaune rouge, le sommet de ces dernières à partir du 4e article, noir à noir de poix. Tête subdiscoïdale, sans les pièces buccales aussi longue que large, les angles postérieurs à peine marqués; front profondément sillonné longitudinalement chez le ♂, plus légèrement chez la ♀, mais ce sillon cependant bien distinct, atteignant le milieu de la tête; points frontaux largement écartés, rapprochés des points oculaires antérieurs; tempes, mesurées jusqu'au cou, distinctement plus courtes que les yeux, présentant quelques points épars; surface de la tête couverte d'une microréticulation en stries longitudinales nettement distinctes. Antennes longues, le second article égal au troisième, les suivants diminuant progressivement de longueur, les avant derniers encore nettement plus longs que larges. Pronotum parallèle, sensiblement aussi long que large, un peu plus large que la tête, séries dorsales formées de 1 + 4 points assez forts, les côtés, en avant, avec 2 ou 3 points un peu plus faibles, le fond nettement microréticulé en travers. Scutellum assez finement et assez densément ponctué. Elytres carrés, un peu plus longs et un peu plus larges que le pronotum, leur surface couverte d'une ponctuation assez forte et

assez dense, les points séparés par des intervalles en moyenne égaux à leur diamètre, ces points beaucoup moindres que ceux des séries dorsales du pronotum. Ailes membraneuses paraissant normalement développées. Abdomen couvert d'une ponctuation fine et dense, nettement moins grosse que celle des élytres, devenant un peu plus éparse en arrière; premier et deuxième tergites abdominaux avec chacun à la base une petite fovéole près de la ligne médiane. Premier article des tarses postérieurs plus court que le dernier, beaucoup plus court que les 3 suivants pris ensemble.

Edéage à lobe médian rétréci au sommet en une longue et étroite lame un peu incurvée du côté dorsal, dépassant de beaucoup l'extrémité du paramère, celui-ci divisé au sommet en deux lobes allongés parallèles mais nettement séparés l'un de l'autre, chacun de ces lobes présentant à la base et du côté interne une série transversale d'une quinzaine de tubercules sensoriels noirs et régu-

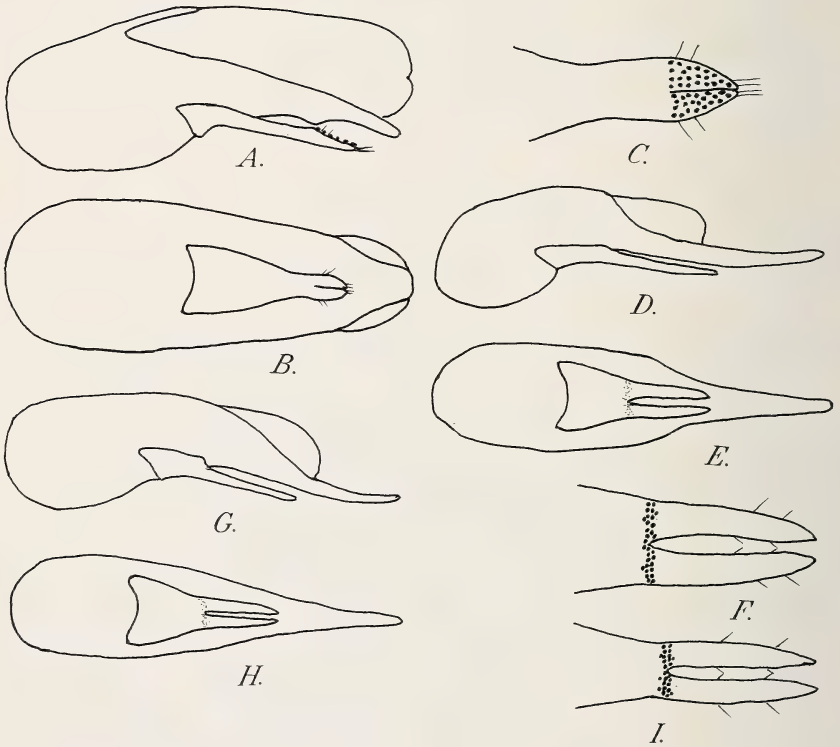


Fig. 1: Edéage vu de profil et de dessous, sommet du paramère vu par la face interne de *Philonthus*. — A, B, C: *Ph. arachosicus* n.sp., holotype. — D, E, F: *Ph. gemelloides* n.sp., holotype. — G, H, I: *Ph. gemellus* Kr. de Coimbra Tore, Inde.

lièrement disposés sur 2 rangs, bord externe et bord interne de chaque lobe avec une paire de courtes soies écartées insérées assez loin avant l'extrémité.

Par l'ensemble de ses caractères, notamment par la présence d'un net sillon longitudinal sur le front, cette espèce est à rapprocher de *Philonthus gemellus* Kr. de Ceylan et du Sud-Est asiatique. Elle s'en distingue par sa taille un peu plus forte, sa tête plus discoïdale, ses yeux nettement plus grands, plus longs que la région post-oculaire, ses antennes à avant-derniers articles plus longs. L'édéage est presque semblable (fig. G, H, I).

Par les caractères très particuliers de leur édáge, cette espèce et *gemellus* ne peuvent rentrer dans aucun des groupes que j'ai séparés en 1974 dans ma faune.

Philonthus gilvisuturatus Scheerpeltz i.l., n.sp.

Type: un ♂, Bashgultal, 1150 m, Nuristan, Afghanistan, 9-V-53, Klapperich leg., ZFMK.

Long. 9,5 mm. Noir de poix, avec le pronotum plus clair, rouge brun, la suture des élytres et le bord postérieur des tergites abdominaux jaune rouge, le bord latéral replié des élytres beaucoup plus clair, jaune, pattes, pièces buccales et base des antennes jaune rouge, l'extrémité de celles-ci plus foncée, brun de poix. Tête subcarrée, un peu transverse, les angles postérieurs arrondis bien que marqués, les yeux grands, plus longs que les tempes mesurées jusqu'au cou; points frontaux deux fois plus écartés l'un de l'autre que des points oculaires antérieurs, angles postérieurs de la tête avec quelques points; front nettement déprimé entre les points frontaux et très légèrement sillonné en avant, sur sa ligne médiane, toute la surface de la tête couverte d'une microréticulation transversale peu distincte. Antennes à 3e article un peu plus long que le second, les suivants diminuant de longueur, les avant-derniers à peine aussi longs que larges. Pronotum parallèle, sensiblement aussi long que large, à peine plus large que la tête, séries dorsales formées de 1 + 4 points assez forts, les côtés avec 2 points légèrement moins gros en plus des points marginaux, le fond partout assez fortement microréticulé, ce qui lui donne un aspect irisé sous un éclairage oblique. Ecusson finement et densément ponctué. Elytres couverts d'une ponctuation dense, les points nettement plus gros que ceux de l'écusson, séparés par des intervalles en moyenne un peu moindres que leur diamètre. Ailes membraneuses paraissant bien développées. Abdomen couvert en avant d'une ponctuation fine et dense semblable à celle de l'écusson, devenant plus fine et plus espacée en arrière. Tarses postérieurs à premier article plus court que le dernier, beaucoup plus court que les trois suivants pris ensemble.

Tarses antérieurs du ♂ moins larges que le sommet du tibia. Sternite du pygidium faiblement échancré à son bord postérieur.

Femelle inconnue.

Chez le type ♂ de cette espèce, l'édéage a été extrait, mais a disparu, il semble n'avoir jamais été collé sur la paillette.

Philonthus pagmanensis Scheerpeltz i.l., n.sp.

Type: une ♀, Pagmangebirge, 2300 m, 30-V-52, Klapperich leg., ZFMK.

Long. 10,5 mm. Noir, avec les pièces buccales, la base des antennes et les tarses à peine plus clairs, noir de poix. Tête subcirculaire, sans les pièces buccales légèrement plus large que longue, les angles postérieurs complètement effacés, les yeux sensiblement aussi longs que les tempes mesurées jusqu'au cou. Points frontaux largement écartés, rapprochés des points oculaires, tempes avec quelques points épars; surface de la tête lisse et brillante, sans aucune trace de microréticulation. Antennes à 3e article à peine plus long que le second, les suivants diminuant progressivement de longueur, les avant derniers distinctement transverses. Pronotum parallèle, sensiblement aussi long que large, un peu plus large que la tête, séries dorsales de 1 + 3 gros points, les côtés avec 2 points beaucoup plus faibles, en plus des points marginaux; surface lisse et brillante comme celle de la tête, sans trace de microréticulation. Scutellum finement et assez densément ponctué. Elytres légèrement transverses, un peu plus longs et nettement plus larges que le pronotum, leur surface couverte d'une ponctuation un peu plus forte mais nettement plus éparse que celle du scutellum, les points séparés par des intervalles en moyenne égaux à une fois et demie ou deux fois leur diamètre. Ailes membraneuses paraissant bien développées. Abdomen couvert d'une ponctuation fine et assez serrée sur la base des tergites antérieurs, cette ponctuation devenant à peu près nulle au sommet des tergites, plus fine et plus éparse sur les tergites postérieurs. Premier article des tarses postérieurs plus longs que le dernier, sensiblement égal aux 3 suivants pris ensemble.

Tarses antérieurs de la femelle épaissis, aussi larges que le sommet des tibias.

Mâle inconnu.

Par l'ensemble de ses caractères externes, cette espèce semble proche du *Philonthus piochardi* Fauv. de la région méditerranéenne orientale et d'Iran, elle s'en distingue cependant à coup sûr par les tarses antérieurs de la femelle épaissis alors que chez *piochardi* ces tarses sont grèles, nullement dilatés.

Zusammenfassung

Afghanische *Philonthus* aus dem Museum A. Koenig in Bonn, mit Beschreibung von vier neuen Arten (Coleoptera, Staphylinidae)

Über eine Ausbeute von Staphyliniden der Gattung *Philonthus*, die J. Klapperich in Afghanistan gesammelt hat, wird berichtet. Sie enthält 19 Arten, die mit ihren Fundorten in einer Artenliste zusammengestellt sind. Vier neue Arten werden beschrieben.

Bibliographie

Coiffait, H. (1967): Tableau de détermination des *Philonthus* de la région paléarctique occidentale (Col. Staphylinidae). — Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 3: 381—450.

— (1974): Coléoptères staphylinides de la Région paléarctique occidentale, Vol. II. — Nouv. Rev. Ent. 4 Suppl.: 593 p.

Scheerpeltz, O. (1960): Staphylinidae (Insecta) aus Afghanistan. The 3rd Danish expedition to Central Asia. Zoological results 26. — Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren. 123: 33—50.

Adresse de l'auteur: Dr. H. Coiffait, Laboratoire de Zoologie de l'Université Paul Sabatier, 118, Route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 4

Two new *Ectasiocnemis* (Anaspidinae, Coleoptera Mordellidae) from Afghanistan and a case of synonymy

by

R. BATTEN

Introduction

Dr. H. Roer, Museum Alexander Koenig, Bonn sent me Anaspidinae (Mordellidae) collected by J. Klapperich in Afghanistan. Two new species of *Ectasiocnemis* Franciscolo (1956) are described and a synonymy is found.

The following abbreviations are used:

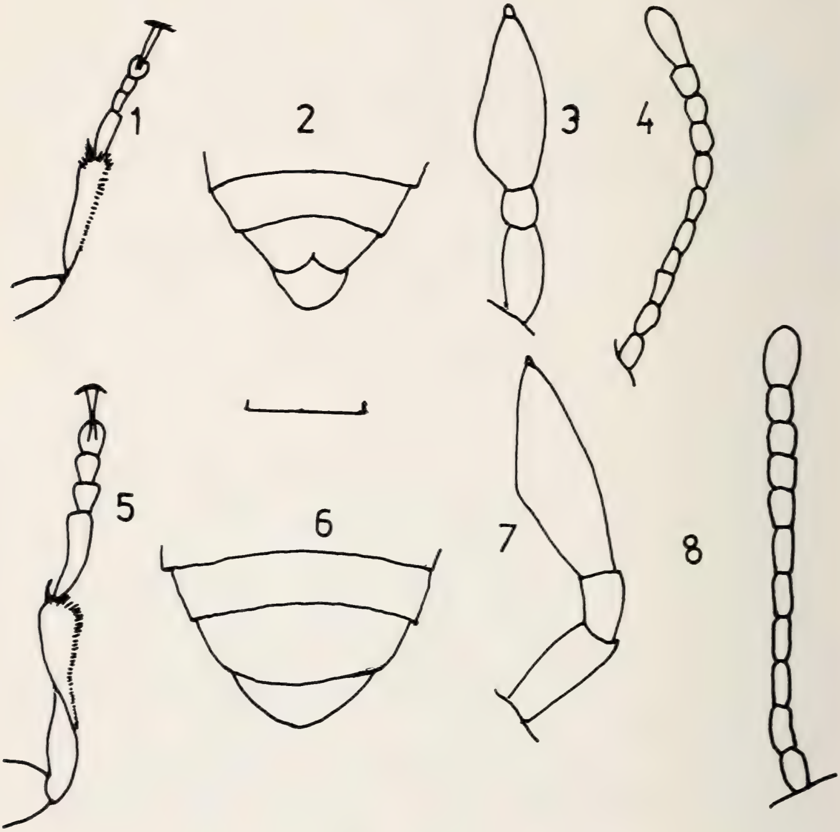
AC	— Author's collection.
ZFMK	— Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.
MB	— Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin.

Descriptions of new species

***Ectasiocnemis horaki* n. sp.** (figs. 1—4)

Description. — Dimensions holotype: length in mm: body 2.4; head 0.4; pronotum 0.5; elytra 1.5; — width in mm: head 0.4; pronotum 0.65; elytra 0.65. General shape elongate, sides slightly convex. Integument light yellow, sometimes head and abdomen partly infuscated, eyes black. Pubescence bright yellow. Head (from point of mandibles to hind margin) as long as broad, approximately circular, finely and densely punctate, hind margin approximately semicircular. Terminal segment of male maxillary palp slender securiform (fig. 3), innerside rounded, broadest near base, both sexes with a sensory appendage at apex. Antenna in male fig. 4; in female segments 7—10 shorter, 10 almost square. Pronotum width/length ratio 1.3, broadest at base; lateral border in dorsal view moderately convex, basal angles approximately rectangular. Elytral length/width ratio 2.2; elytra with sides slightly convex, broadest approximately at ⅓ of length, tapering towards apex, microsculpture densely transverse; epipleura broad at base, narrowing at first sternite, then fading away towards apex; elytra separately rounded at apex. Fifth sternite in male (fig. 2) distally incised till ⅓ of length, lobes broadly rounded, sixth sternite protruding. Anterior leg fig. 1; innerside of tibia in male not twisted nor dentately, dorsolaterally with one crenate ridge. Intermediate tibia with two dorsolateral parallel crenate ridges. Posterior tibia with two dorsolateral parallel crenate ridges, first and second tarsal segments each with one dorsal crenate ridge. Penultimate segment of anterior and intermediate tarsus dilated and profoundly emarginate.

Material examined. — ♂ holotype and ♀ allotype and 2 ♂ and 7 ♀ paratypes with labels: ”O. Afghan 1952, J. Klapperich”, ”Tangi-Gharuh, a. Kabul-Fluss”, ”1600 m, 8.VII” and 21 ♂ and 52 ♀ paratypes, same territory ”21.VIII”; all in ZFMK; 5 ♂ and 5 ♀ presented to AC.



Figs. 1—4, *Ectasiocnemis horaki* n.sp. holotype; 5—8, *Ectasiocnemis contorta* n.sp. holotype; both in ZFMK. — 1, 5, anterior tibia; 2, 6, sternites 4, 5 and 6; 3, 7, maxillary palp; 4, 8, antenna. — Scale line figs. 1, 2, 4, 5, 6, 8 = 0.25 mm; figs. 3, 7 = 0.1 mm.

Ectasiocnemis contorta **n. sp.** (figs. 5—8)

Description. — Dimensions holotype: length in mm: body 2.9; head 0.5; pronotum 0.6; elytra 2.2; — width in mm: head 0.5; pronotum 0.77; elytra 0.8. General shape elongate, sides slightly convex. Integument yellow brown; head and abdomen, elytra partly, antenna towards apex infuscated, eyes black. Pubescence bright yellow. Head (from point of mandibles to hind margin) as long as broad, approximately circular, finely and densely punctate, hind margin semicircular. Terminal segment of maxillary palp in male slender securiform (fig. 7), broadest in middle where it is slightly rounded; in both sexes with a sensory appendage at apex. Antenna ♂ fig. 8, length 1 mm, in ♀ 0.7 mm, ♀ segments 7—10 shorter, almost square. Pronotum width/length ratio 1.3, broadest at base, lateral border in dorsal view in the first ⅓ part from base parallel, then broadly rounded till apex, basal angles rectangular. Elytral length/width ratio 2.75; sides of elytra slightly convex, broadest approximately at ⅓ of length, tapering towards apex, elytra separately rounded at apex; microsculpture densely transverse; epipleura broad at base, narrowing at first sternite, then fading away towards apex. Fifth sternite in male (fig. 6) distally broadly rounded, without incision, sixth sternite broad. Anterior leg fig. 5; male tibia twisted not dentately, dorsolaterally with one crenate ridge. Male first tarsal segment slightly bent a base, as long as the following three segments, all these segments broadened, in female simple and slender. Intermediate tibia with two dorsolateral parallel crenate ridges. Posterior tibia with two dorsolateral parallel crenate ridges, first and second tarsal segments each with one dorsal lateral ridge. Penultimate segment of anterior and intermediate tarsus dilated and profoundly emarginate.

Material examined. — ♂ holotype, ♀ allotype and 9 ♂ and 4 ♀ paratypes with labels: ”N.O. Afghan, 1952, J. Klapperich”, ”Nuristan, Bashgultal”, ”Kamdesh, 2000 m, 16.VII” in ZFMK; 3 ♂ and 3 ♀: ”Purstam, 1700 m, 19.VII”; 2 ♂: ”Kamdesh, 2200 m, 17.VII”; 2 ♀: ”Kabul Fluss, 1600 m, 8.VII” and ”21.VIII”; in ZFMK; 3 ♂ and 2 ♀ presented to AC.

Discussion

The new species are in their male characters nearst to *Ectasiocnemis inermis* Franciscolo (1956 fig. B) as the anterior tibiae are not dentate, but all three differ in the fifth sternite.

The most important differences in the male are: (1 = anterior tibia, 2 = 5th sternite, 3 = ridges of posterior tibia, 4 = colour)

	E. inermis	*E. horaki*	*E. contorta*
1.	unmodified	unmodified	twisted
2.	shallowly concave	broadly incised	rounded
3.	crossing in middle	parallel	parallel
4.	blackish brown	light yellow	yellowish brown

A case of synonymy

The description of *Anaspis (Silaria) tibialis* Schilsky (1906) gave me the impression that this species could belong to the genus *Ectasiocnemis* Franciscolo (1956). Examination of the types confirmed my opinion.

Champion writes (1927) in a footnote to his *Pentaria kumaonensis*: "*Anaspis (Silaria) tibialis* Schilsky, from Kashmir (1906) must be a *Pentaria* and an ally of this insect."

The types of *Anaspis tibialis* agree with the description of *Pentaria kumaonensis* Champion (1920) and the redescription by Franciscolo (1956) as *Ectasiocnemis kumaonensis* (Champion).

My conclusion is that *Anaspis (Silaria) tibialis* Schilsky should be named *Ectasiocnemis tibialis* (Schilsky), the other names are junior synonyms.

Acknowledgements

I cordially thank Dr. H. Roer of ZFMK for the opportunity to examine the Anaspidinae collected in Afghanistan by Mr. J. Klapperich and presenting some for my collection, and to Dr. M. Uhlig of MB for the loan of types.

Summary

Two Anaspidinae (Coleoptera, Mordellidae) of Afghanistan are described: *Ectasiocnemis horaki* n. sp. and *Ectasiocnemis contorta* n. sp. The right name for *Anaspis (Silaria) tibialis* Schilsky is *Ectasiocnemis tibialis* (Schilsky), so *Pentaria kumaonensis* Champion is a junior synonym.

Zusammenfassung

Zwei Anaspidinae (Coleoptera, Mordellidae) von Afghanistan werden beschrieben: *Ectasiocnemis horaki* n. sp. und *Ectasiocnemis contorta* n. sp. *Anaspis (Silaria) tibialis* Schilsky muß richtig *Ectasiocnemis tibialis* (Schilsky) heißen; *Pentaria kumaonensis* Champion ist dazu ein jüngeres Synonym.

References

Champion, G.C. (1920): Some Indian Coleoptera (2). — Ent. mon. Mag. 56: 68—77.
— (1927): Some Indian Coleoptera (22). — Ent. mon. Mag. 63: 49—57.
Franciscolo, M.E. (1956): Su un nuovo genere di Scraptiidae dell'India settentr. — Mem. Soc. ent. ital. Genua 35: 43—70.
Schilsky, J. (1906): Käfer Europas 43: 24, 24 a.

Author's address: R. Batten, Sprencklaan 3, 4333 HC Middelburg, the Netherlands.

Bonn. zool. Beitr.
34 (1983), Heft 4

Demodex huttereri spec. nov. (Acarina: Prostigmata: Demodicidae) from the Meibomian glands of *Apodemus agrarius* (Rodentia: Muridae)

by

L.A.J.M. MERTENS, F.S. LUKOSCHUS and W.B. NUTTING

Department of Aquatic Ecology, Catholic University Nijmegen,
and Zoology Department, University of Massachusetts

Introduction

Mites of the genus *Demodex* Owen, 1843, living in all their life stages in the skin epidermis and/or the pilosebaceous complex of mammals are adapted to a narrow biotope by their wormlike shape.Those species living in the multialveolar Meibomian (tarsal) glands of the eye-lids, which have a wider diameter of gland ducts and a stronger secretion flow, show morphological adaptations of inactive stages (eggs and immatures during the molting periodes) against expulsion.

Investigation of blind *Apodemus agrarius* Pall. with xeromorphic scaly cornea of eyes yielded *Demodex* specimens in most of the Meibomian glands. These specimens are closely related to *Demodex gapperi* Nutting et al., 1971, and to *D. peromysci* Lombert et al., 1983. They share the same anchor mechanisms of eggs and immatures: Y-shape of egg, annulated podosomal dorsal finger of larva, sclerotized strongly protruding legs of immatures, curved claws with a strong central spine. The differences in these characteristics of immatures, but not of adults, are so striking, that these specimens cannot be arranged in any described species. They will be described and figured in detail here. A comparsion with the related species also is presented. The measurements are given in micrometers (μm) mainly in tabulated form.

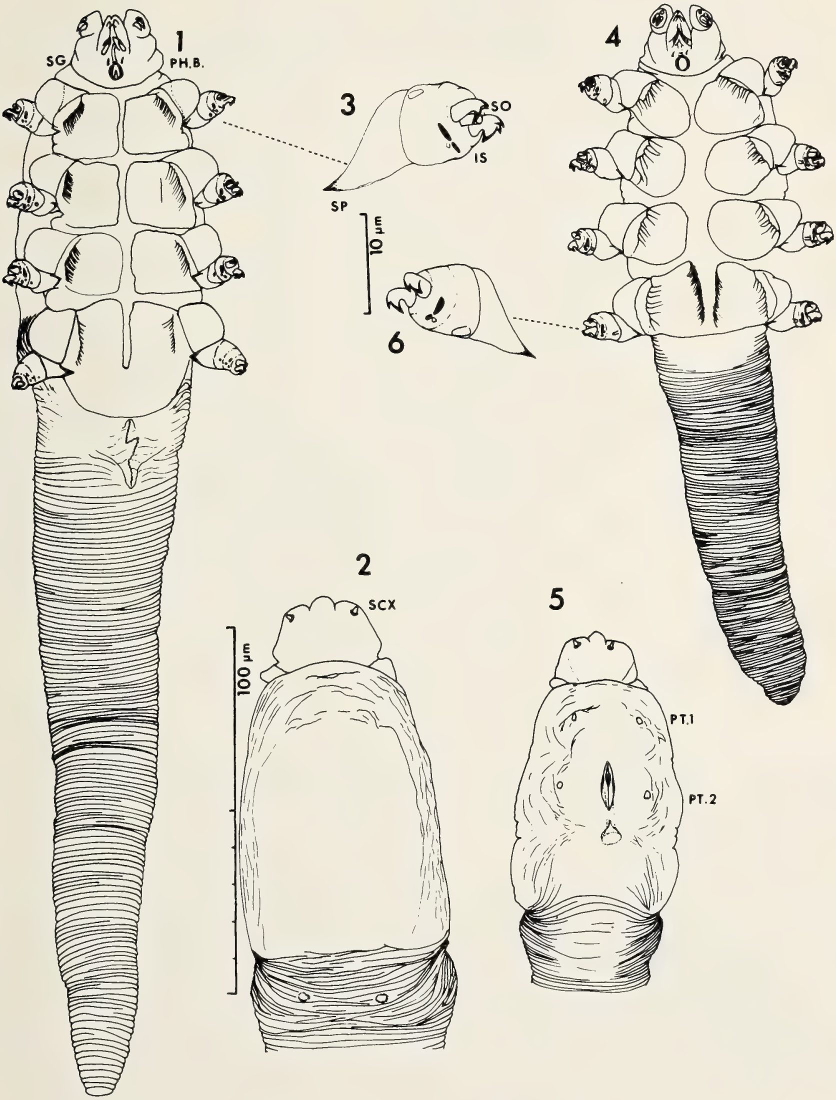
Demodex huttereri spec. nov.

Medium sized species with the characteristics of the genus, largest specimen, a female 423 long, with fairly long opisthosoma of remarkable variability in length in females. Males distinctly shorter than females. Opisthosomal organ absent in both sexes. Immatures with anchoring adaptations: Retrorse palpal spines on gnathosoma, sclerotized legs with multispined claws, and propodosomal dorsal annulated ''finger'' in larvae. Eggs of broad Y-shape.

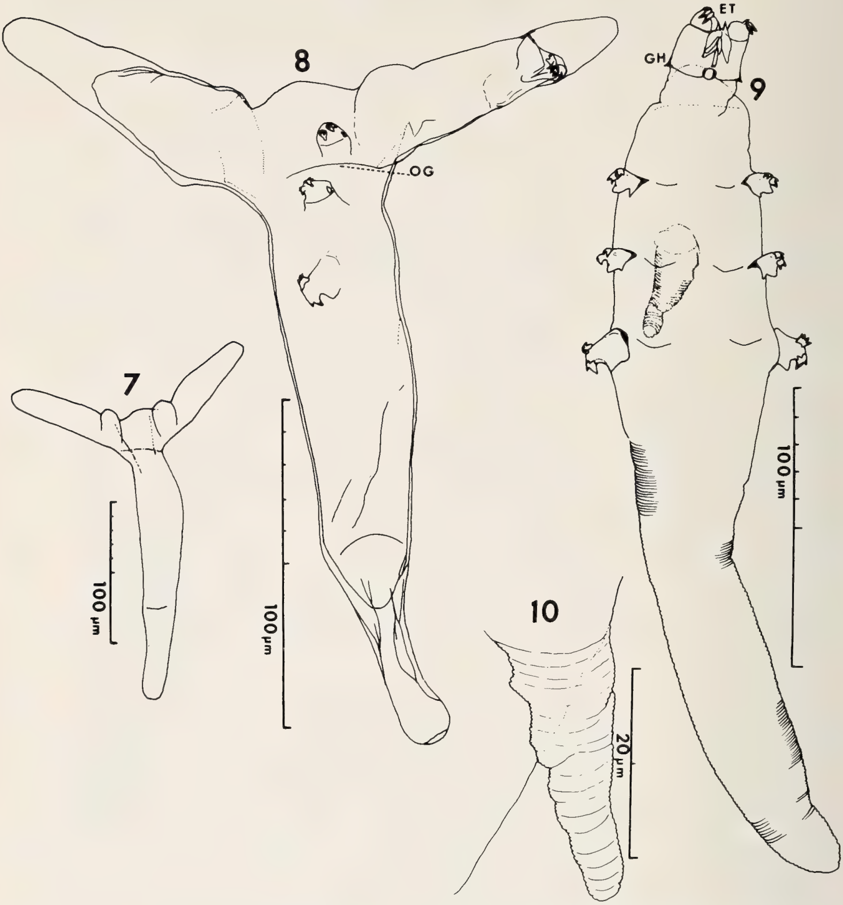
Female (holotype): Total length 342, measurements of paratypes in table I. Gnathosoma slightly trapezoidal, basal width 34, length 27. Minute subgnathosomal setae (SG) in front of pharyngeal bulb (PH.B) (Fig. 1). Small conical supracoxal setae (SCX) directed antero-laterad on dorsal side (Fig. 2). Palps with two segments. Palptarsus with two two-pointed clawlike and one simple spine. Podosomal length 95, width 49. Four pairs of equal legs spaced evenly on venter of podosoma with three free segments and large coxal plates joint with ventral surface. Small interspaces separate coxal plates in the midline and aligned. Coxal plates IV longer than broad, partly fused in midline in posterior part. Dentations present on coxal plates towards trochanters. Trochanters triangular, femora (Fig. 3) with postero-ventral pointed spur (SP), fused genua-tibia-tarsus segment cylindrical with faint fusion-line, internal sclerotizations (IS), two equal three-pronged claws. Legs I and II each with one short solenidion (SO) dorsally behind the claws. Anterior part of histeronotum (Fig. 2) with large prodorsal shield with straight posterior border, covering most of podosomal region until legs III. Small lateral shields for muscle attachment in region of legs IV. Opisthosoma 219 long with regular annulation, tapering to rounded end. Opisthosoma very variable in length (189—296) matching egg conformation. In gravid females the eggs fill almost all the opisthosoma and the leg IV region of pododoma. Genital opening 20 long directly posterior to coxal plates IV, somewhat protruding from surface. Opisthosomal organ absent.

Male (allotype): Total length 257, gnathosomal length 23, width 26, podosomal length 78, width 50, opisthosomal length 118. Measurements of 20 paratypes in table I. Generally like female, but coxal plates (Fig. 4) more oval-shaped, with distinct (10) broad interspace in midline in region II and III. Coxal dentations coarser than in female. Coxal plates IV 23 long, compared to 37 in female. Tarsal claws (Fig. 6) with only two points. Dorsum (Fig. 5) with faintly sclerotized prodorsal shield with encaved posterior border. Prodorsal tubercles arranged in trapezoidal pattern: interspace of first pair (PT 1) 22 (19—25), of second pair (PT 2) 28 (27—31), distance between pairs 23 (21—24). Genital opening at level of legs II, in shape of a split from genital atrium. Penis 20 long with bulbous base.

Egg (Figs. 7, 8): Broadly Y shaped, with 208 (198—220 in 17 measured eggs) long unpaired part, 115 (86—127) long arms in rather obtuse angle and wider rounded median bulb between arms. Width below arms 29 (24—39). Operculate groove (OG) below one arm, which proves, in eggs with developing larva, to contain the gnathosoma and the part of podosoma anterior to legs I. The first pair of legs develops within the rounded bulb between the arms, legs II and III in the unpaired stalk of the Y-shaped egg. The second arm is partly filled with the larval prodorsal finger. Surely another groove is present along postero-lateral side of the egg-arm containing the gnathosoma. In preparation of mature eggs by pressure of the cover glass the larva partly becomes free through these lineal areas.


1
SG
PH.B.
3
SO
IS
SP
10 µm
6
4
2
SCX
100 µm
5
PT.1
PT.2

Figs. 1—6: *Demodex huttereri* sp. nov. — 1: female holotype venter; 2: female holotype dorsum podosoma; 3: female holotype leg I; 4: male allotype venter; 5: male allotype dorsum podosoma; 6: male allotype leg IV.

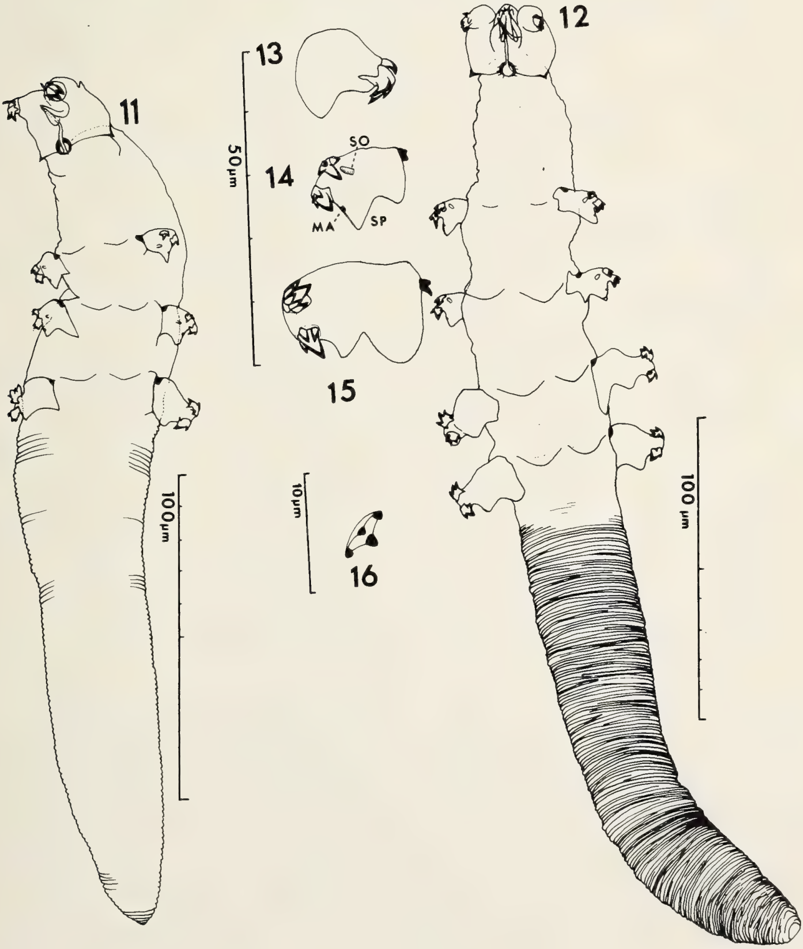


Figs. 7—10: *Demodex huttereri* sp. nov. — 7: egg; 8: larva in egg-shell; 9: larva venter; 10: larval dorsal finger (lateral view).

Larva: Total length of figured specimen 286, width 56, opisthosoma 171, length dorsal finger 32. Gnathosoma 27 long and only 22 broad with remarkable ventro-lateral sclerotized pointed gnathosomal hooks (GH), arising from the neck-like connection to podosoma, probably with anchoring function. Gnathosoma with adult-like pharyngeal bulb, supracoxal spines and puncturing chelicerae. Subgnathosomal setae not observed. Egg teeth present. Palps (Fig. 13) without visible segmentation, relatively long, directed outwards, with two two-pointed and one simple curved spine. Podosoma with three pairs of ventro-laterally inserted sclerotized unsegmented legs, small epimeral scutes, and annulated finger dorso-medially behind region of legs I. Legs III (Fig. 15) longer and broader than legs I and II (Fig. 14) with postero-lateral broad spur

(SP), strongly sclerotized articulation, distinct postero-lateral muscle-attachment (MA) and two unequal claws. Claws with central spine and three smaller surrounding spines. Central spine of posterior claws larger than of anterior claws. Anterior claw of legs III with two additional outer spines. Solenidion present on legs I an II. Opisthosoma with faint annulation.

Protonymph (Fig. 11): Like larva, but ''dorsal finger'' completely reduced. Scutes somewhat stronger than on larva. Measurements in table I.



Figs. 11—15: *Demodex huttereri* sp. nov. — 11: protonymph venter; 12: tritonymph venter; 13: nymphal palp; 14: tritonymph leg I; 15: tritonymph leg III. — Fig. 16: *Demodex folliculorum* Hirst, 1919, nymphal claw.

Nymph (Fig. 12): Like protonymph with additional fourth pair of legs of same size and with similar claws like leg III. Legs IV inserted laterally without difference in distance to legs III. Podosoma remarkably long (140), distinctly longer than in adults. Opisthosoma narrow and regularly striated.

Table I: Meristic data of *Demodex huttereri* sp. nov.

	male	female	nymph	proto-nymph	larva
Total length					
mean	242	361	376	258	264
min.—max.	235—252	316—423			
Width					
mean	56	54	56	46	47
min.—max.	51—61	48—57			
Gnathosoma length					
mean	26	27	32	31	31
min.—max.	24—28	25—29			
Gnathosoma width					
mean	32	34	23	24	24
min.—max.	28—35	32—35			
Podosoma length					
mean	80	92	140	84	100
min.—max.	77—85	78—96			
Opisthosoma length					
mean	134	240	198	149	155
min.—max.	122—147	189—296			

Pathology: The mites were pressed out off the Meibomian glands of the freshly killed hosts by watchmakers pincers. By this collection technic the contents of the outer part of the gland ducts of the individual glands enters the main gland duct opening, and then, is prepared in a drop of Hoyer's medium. Infested gland ducts contained remarkably small amounts of sebum, consisting mainly of large parts of cell walls and few lipid sebum droplets, compared to large amounts of sebum, consisting of mainly lipid droplets, atrophied nuclei and only a few segments of cell walls in gland ducts not infested by *Demodex*. The majority of the glands of upper and lower eye-lid of both eyes were infested. The corneas of the two blind hosts showed the characteristics of xerophthalmy: scaly, grey, non-transparent surface of the eyes.

Host and locality: *Apodemus agrarius* Pallas, fourth generation laboratory rearing from animals captured near Fulda, Germany. The hosts have been killed and investigated on 15 April 1982.

Deposition of types: Holotype female, allotype male and figured developmental stages within Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Ar 1—7/83. Additional paratypes in U.S. National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), Washington, D.C.; Field Museum of Natural History, Chicago; Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Hawaii; Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Hamburg; Institute of Parasitology, Academy of Sciences, Prague, and in collections of the authors.

Table II: Comparison of adults of *Demodex gapperi*, *D. peromysci* and *D. huttereri*

	D. gapperi	*D. peromysci*	*D. huttereri*
Male			
Total length	262 (±13)	245 (231—279)	242 (235—252)
Width	47 (± 7)	64 (53— 70)	55 (51— 61)
Gnathosoma length	20 (± 3)	27 (24— 28)	26 (24— 28)
width	22 (± 2)	33 (30— 34)	32 (28— 35)
Podosoma length	76 (± 4)	93 (75—101)	80 (77— 85)
Opisthosoma length	164 (±18)	134 (122—173)	134 (122—147)
Intercoxal space	8	13	9
Penis length	20	31	20
Female			
Total length	361 (±29)	392 (323—500)	361 (316—423)
Width	44 (± 4)	71 (61— 80)	54 (48— 57)
Gnathosoma length	22 (± 3)	31 (30— 38)	27 (25— 29)
width	25 (± 4)	35 (32— 41)	34 (32— 35)
Podosoma length	82 (±11)	107 (94—113)	92 (78— 96)
Opisthosoma length	253 (±26)	250 (190—360)	240 (189—296)
Coxal plates IV: posterior border	convex	concave	convex
Tarsal claws: shape	straight	straight	bowd
number of points:			
anterior	2	3	3
posterior	3	3	3

Table III: Comparison of developmental stages of *Demodex gapperi*, *D. peromysci* and *D. huttereri*

	D. gapperi	*D. peromysci*	*D. huttereri*
Egg length	295	241	208
Width between points	45	190	191
Angle between arms	acute (30°)	right (110°)	obtuse (135°)
End of egg	pointed	round	round
Situation of dorsal finger	at level of legs II	at level of legs III	between legs I and II
Larval dorsal finger			
length	50	90	30
width	15	30	11
Leg formation in larva	III stronger than I and II	I and II absent	III stronger than I and II
Dorsal finger in nymph			
length	30	50	—
width	15	30	—
Leg formation in nymphs	I—IV equal	III and IV longer	III and IV longer
Nymphal claw points			
anterior	4	4	6
posterior	4	4	4
Length of leg III	10	20	21
Straddling width of legs III	86	120	76
Epimeral scutes in nymphs	absent	absent	present
Gnathosomal hooks	absent	absent	present

Comparison with related species and discussion: Contrary to the expectation of relationship to *Demodex lacrimalis* Lukoschus & Jongman, 1974, from the same biotope of the related species *Apodemus sylvaticus*, the new species shares morphological adaptations of a group of species with Y-shaped eggs, larval podosomal dorsal extremities, and well formed, sclerotized protruding legs, as for *D. molossi* Desch et al., 1972, *D. gapperi* and *D. peromysci*. In *D. molossi* from the neotropical bat *Molossus molossus* two ''dorsal wings'' develop in the arms of the rather T- than Y-shaped egg, while the gnathosoma develops in the median bulb between the egg-arms. The legs III of larva (68) and nymphs (127) are extremely long and lack articulation of claws. These characteristics and the large size separate *D. molossi* clearly from the rodent parasitizing species with unpaired dorsal ''finger'' developing in one arm and gnathosoma developing in the other arm of the egg.

The adults of the species *gapperi*, *peromysci* and *huttereri* show only small differences in the main measurements (table II), requiring observation and description of more details such as the shape of the tarsal claws and the number of the claw points, than possible in photographic presentation. The opisthosomal organs are absent in both sexes, similar to all species hitherto described from the Meibomian glands.

The differences between the immature stages are more striking. They are summarized in table III. In *D. huttereri* they show reduction of the dorsal finger of larva already starting in embryogenesis by not filling all the space of the egg arm, and total reduction during the moulting larva to protonymph, indicating stronger importance for anchoring the egg than for anchoring the immatures. The data on the legs, the possible expansion width of legs III, the presence of epimeral scutes and the unique gnathosomal hooks may suggest that *D. huttereri* is living in a more narrow biotope than the related species. The typical curved multispined claws with stronger central spine may have developed from the funnellike spines of immatures of the hair follicle inhabiting species (Hirst, 1919) like *D. folliculorum* (Fig. 16) by strong development of the proximomedian protuberance of the rhomboid claw-base. On the outside of the anterior claws of legs III and IV of *D. huttereri* two additional points are present, which may have developed by stronger chitin production of intermediate points of this rhomboid border.

In the species from the biotope of the Meibomian glands, described hitherto, the mites have been collected from agile hosts, captured in the field. Only few of the gland ducts have been found parasitized and no remarkable pathology had been reported. There seems no doubt, as in the species from other sebaceous gland biotopes, that the mites feed on the cells of the glands. Reviews on the pathology of *Demodex* species (Nutting, 1975, 1976, Rufli & Mumcoglu, 1981) mention, with the exception of associated micro-organisms, only low grade pathology by action of the mites. In the case of blind hosts with xeromorphic cornea from a laboratory rearing most of the Meibomian gland ducts have been parasitized. The absence of or the only remarkably small amount of sebum in parasitized gland ducts and large amount of sebum in non-infested neighbouring ducts indicate the action of mites. It is suggested that the correlation of strong infestation, absence of sebum and xerophthalmy have a causal relation, damaging the host strongly in his struggle of life.

Acknowledgements

We are obliged to Dr. R. Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, for the infested hosts.

Summary

Demodex huttereri spec. nov. from the Meibomian glands of *Apodemus agrarius* Pall. is described and figured in detail. Biology, egg and developmental stages are compared with the related species *D. gapperi* Nutting et al., 1971 and *D. peromysci* Lombert et al., 1983. The species feeds on the Meibomian gland cells, reducing sebum and, possibly, resulting in xerophthalmy of the cornea.

Zusammenfassung

Demodex huttereri spec. nov. wird aus den Meibomschen Drüsen von *Apodemus agrarius* Pall. beschrieben und im Detail abgebildet. Ein Vergleich mit Biologie, Ei und Entwicklungsstadien der verwandten Arten *D. gapperi* Nutting et. al., 1971, und *D. peromysci* Lombert et. al., 1983, wird angestellt. Die Art ernährt sich von den Drüsenzellen, beeinträchtigt die Talgsekretion und verursacht möglicherweise Xerophthalmie der Cornea.

Literature cited

Desch, C., W.B. Nutting & F.S. Lukoschus (1972): Parasitic mites of Surinam VII: *Demodex longissimus* n.sp. from *Carollia perspicillata* and *D. molossi* n.sp. from *Molossus molossus* (Demodicidae: Trombidiformes); Meibomian complex inhabitants of neotropical bats (Chiroptera). — Acarologia 14: 35—53.

Hirst, (1919): The genus *Demodex*, Owen. Studies on Acari No. 1. — Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Lombert, H.A.P.M., F.S. Lukoschus & J.O. Whitaker Jr. (1983): *Demodex peromysci* sp.n. (Acari: Prostigmata: Demodicidae) from the Meibomian Glands of *Peromyscus leucopus* (Rodentia: Cricetidae). — J. med. Entomol. 20 (4): 377—382.

Lukoschus, F.S., & R.H.G. Jongman (1974): *Demodex lacrimalis* sp.n. (Demodicidae: Trombidiformes) from the Meibomian glands of the European wood mouse *Apodemus sylvaticus*. — Acarologia 16: 274—281.

Nutting, W.B. (1975): Pathogenesis associated with hair follicle mites (Acari: Demodicidae). — Acarologia 17: 493—507.

— (1976): Hair follicle mites (Acari: Demodicidae) of man. — Int. J. Derm. 15: 79—98.

—, M.O. Tisdel & S.O. Emejuaiwe (1968): Y-shaped ovum of a Demodicid from *Clethrionomys gapperi*. — J. Parasitology 54: 393—394.

—, S.O. Emejuaiwe & M.O. Tisdel (1971): *Demodex gapperi* sp.n. (Acari: Demodicidae) from the red-backed vole, *Clethrionomys gapperi*. — J. Parasitology 57: 660—665.

Rufli, T., & Y. Mumcuoglu (1981): The hair follicle mites *Demodex folliculorum* and *Demodex brevis*: Biology and medical importance. A review. — Dermatologica 162: 1—11.

Addresses of the authors: L.A.J.M. Mertens and Dr. F.S. Lukoschus, Department of Aquatic Ecology, Catholic University Nijmegen, Toernooiveld, 6515 ED Nijmegen, The Netherlands. — Dr. W.B. Nutting, Zoology Department, University of Massachusetts, Amherst, Mass. 01003, U.S.A.

Buchbesprechungen

Bunn, D.S., A.B. Warburton & R.D.S. Wilson (1982): The Barn Owl. 264 S., 32 Fotos, 11 Abb., 39 Tab. Poyser, Carlton, Staffs.

Nach 19jähriger Untersuchung an Schleiereulen in bewaldeten, ländlichen und besiedelten Gebieten Englands legen die Autoren eine umfassende Bestandsaufnahme zum gegenwärtigen Wissen über diesen Nachtjäger vor. Einführend wird die Systematik, Beschreibung der Art, Nennung der weiteren Vertreter der Gattung abgehandelt. Die weiteren Kapitel befassen sich mit: Stimme, Verhalten, Nahrung, Brut, Dispersion und Bewegungen, die Population begrenzende Faktoren und Schutzmaßnahmen, Verbreitung auf den Britischen Inseln und Folklore. Neben dem Index und Schriftenverzeichnis befindet sich am Schluß noch eine Tag-für-Tag-Beschreibung der Entwicklungsstadien junger Schleiereulen, sowie eine Anleitung zur Beobachtung.

Das Buch bietet eine umfassende Übersicht zur Biologie dieser Eulenart. Geschickt werden die Ergebnisse eigener Untersuchungen mit denen anderer Autoren verknüpft, ohne daß die Autorenschaft verschwiegen wird. Obwohl der Text flüssig, fast populärwissenschaftlich geschrieben wurde, ist dies auch ein Nachschlagwerk für den Wissenschaftler. Zum Thema ,,Nützlichkeit'' der Schleiereule führen die Autoren eine erfreulich kritische Diskussion, die a) die ,,Schädlichkeit'' der Beutetiere untersucht, b) den Unsinn einer derartigen Kategorisierung darstellt und c) klarmacht, daß Räuber kaum einen kontollierenden Effekt auf die Beutepopulation ausüben. Auffallend für ein Buch englischer Provenienz ist, daß immerhin 18 deutsche und weitere 15 nichtenglische Arbeiten zitiert werden. Dennoch gibt es Lücken. So fehlt z. B. Schneider (1977): ,,Schleiereulen''; Brehmbücherei, und damit die Möglichkeit, das bislang ungeklärte Phenomen des ,,kit-kit . . .''-Flugrufes einer Lösung zuzuführen. Obwohl die Autoren zu weiteren Untersuchungen anregen, da noch viele Fragen der Biologie der Schleiereule einer Beantwortung bedürfen, geben sie keine Anregung, auf welchem Gebiet diese erfolgen könnte. Dennoch ist dies ein lesenswertes Buch, sowohl für den Laien als auch für den Wissenschaftler.

H.-H. Witt

Chiarelli, A.B., & R.S. Corruccini (editors): (1981a): Primate evolutionary biology. Selected papers (part A) of the VIIIth . . . 119 pp., 73 fig., 13 tab. — (1981b): Primate behavior and sociobiology. Selected papers (part B) of the VIIIth . . . 182 pp., 65 fig., 21 tab. — (1982): Advanced views in primate biology. Main lectures of the VIIIth Congress of the International Primatological Society, Florence, 7—12 July, 1980. 266 pp., 35 fig., 36 tab. — Proceedings in life sciences. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Für die Veröffentlichung der Tagungsberichte des 8. Internationalen Primatologenkongresses in Florenz sind die Herausgeber und der Verlag nach eigenem Bekunden bewußt von der üblichen Form abgewichen: Die 3 Bände stellen eigenständige Publikationen mit unterschiedlichen thematischen Schwerpunkten dar, und in die beiden ersten wurden zudem nur solche Kongreßbeiträge aufgenommen, die den Qualitätsansprüchen eines Gutachtergremiums genügten, so daß mehr als die Hälfte der eingereichten Manuskripte zurückgewiesen werden mußte. Der dritte Band enthält die eingeladenen Hauptvorträge dieses Kongresses sowie Berichte von den in seinem Rahmen gehaltenen Symposien, verbunden mit einem Ausblick auf zukünftige Forschungsschwerpunkte in den jeweiligen Fachrichtungen.

Eine inhaltliche Auseinandersetzung mit den insgesamt 60 Beiträgen in den 3 Bänden ist an dieser Stelle nicht möglich. Sie spiegeln die große Spannweite primatologischer Forschung wider, sind aber selbst innerhalb der thematisch begrenzten Einzelbände jeweils meist nur für eine engeren Kreis von Spezialisten von Interesse. Die einzelnen Beiträge stehen ohne übergreifende Zusammenschau nebeneinander und sind somit wenig geeignet, eine Vorstellung vom Forschungsstand der jeweiligen Fachrichtung zu geben.

Die Ausstattung der 3 Bände ist ansprechend; die große Anzahl von Abbildungen und Tabellen ist für den Benutzer ebenso hilfreich wie ihre thematische Abgrenzung. Einige kritische Anmerkungen zu dem hier verwirklichten Konzept der Veröffentlichung von Tagungsberichten seien gestattet.

Die hohen Qualitätsansprüche an die schließlich aufgenommenen Beiträge, auf die die Herausgeber selbst ausdrücklich verweisen, sind nicht in allen deutlich; einige sind auch so kurz, daß sie wenig Information vermitteln können. Einige Beiträge sind ungefähr zum Zeitpunkt des Erscheinens der Kongreßberichte in erweiterter Form — im wesentlichen aber auf der Grundlage desselben Untersuchungsmaterials — auch in einschlägigen Fachzeitschriften publiziert worden (vgl. Beiträge Byrne, Welker im 2. Band mit Behaviour 78, 241; Zool. Anz. 208, 175). Der interessierte Leser wird wahrscheinlich eher auf diese Veröffentlichungen als auf die Tagungsberichte zurückgreifen. Entsprechendes gilt — um nur ein weiteres Beispiel zu nennen — für den im dritten Band enthaltenen Bericht vom Symposium 'Primate Communication' (Snowdon, Brown, and Petersen). Obgleich hier ein guter Überblick über den gegenwärtigen Stand dieses Arbeitsgebietes geboten wird, wird man sicherlich für detaillierte Information bevorzugt den von denselben Autoren für 1982 angekündigten Sammelband zu diesem Thema benutzen, da er alle Beiträge zu diesem Symposium enthalten wird.

So bleibt generell zu fragen, welchen Kreis von Interessenten man mit der Veröffentlichung von Tagungsberichten ansprechen will und welche Form der Publikation man wählen sollte. Nicht nur wegen der steigenden Flut von Publikationen und der Beschränkung der Bibliotheksetats erscheint es erwägenswert, Kongreßberichte in möglichst unaufwendiger Form zu veröffentlichen — wenn man sich überhaupt zu diesem Schritt entschließt. Handelt es sich nur um eine Wiedergabe von Tagungsbeiträgen, so sollte man alle aufnehmen und sie vielleicht in Form etwas ausführlicherer Abstracts abdrucken; der interessierte Leser ist so in der Lage, weitergehende Informationen entweder direkt von den betreffenden Fachkollegen oder aus Publikationen in Fachzeitschriften zu erlangen. G. Peters

Corbet, G., & D. Ovenden (1982): Pareys Buch der Säugetiere. Alle wildlebenden Säugetiere Europas. Übersetzt und bearbeitet von R Kraft. Mit 655 Einzeldarstellungen, davon 493 farbig, sowie 144 mehrfarbigen Verbreitungskarten; 240 S. Parey, Hamburg & Berlin.

Das Buch ist eine Neufassung des berühmten ,,van den Brink'', der in mehreren Auflagen über 25 Jahre lang als Führer durch die europäische Säugetierwelt diente.Das neue Buch ist schmaler geworden trotz etwa gleicher Seitenzahl, was vor allem auf neue Drucktechniken zurückzuführen ist. Farbbilder, Verbreitungskärtchen und Text sind nebeneinander gesetzt und erleichtern so die Übersicht. Den Hauptteil des Buches bilden 40 Tafeln, auf denen alle wildlebenden Säugetiere Europas sowie einige Haustiere abgebildet sind; jede Abbildung wird von einem kurzen Text und einem Verbreitungskärtchen begleitet. Die Bilder von D. Ovenden sind durchweg von guter Qualität. Weitere kleine Kapitel behandeln Spuren, Fraßspuren, Losungen, Schädel und Zähne, Geweihe und Gehörne. Im darauffolgenden Textteil wird jede Art kurz beschrieben, Kennzeichen, Verbreitung, Lebensraum und Lebensweise werden stichwortartig genannt. Außerdem werden für jede Art Vulgärnamen in bis zu 6 verschiedenen Sprachen genannt, wovon etliche Neuschöpfungen darstellen für kleine Säugetiere, die in vielen Ländern gar keinen eigenen Namen haben. Auch die deutschen Namen entfernen sich ab und zu von dem, was wirklich gebräuchlich ist. Warum z. B. Mittelmeerigel und nicht Wanderigel, warum Lapplandspitzmaus und nicht Maskenspitzmaus, wie diese Arten seit langem genannt werden? Zwei weitere Kritikpunkte, die dem Referenten auffielen, seien noch genannt. Die Verbreitungskärtchen für die *Crocidura*-Arten sind fehlerhaft und sollten in einer späteren Auflage korrigiert werden. Das Literaturverzeichnis ist nichts weiter als ein Quellennachweis und in dieser Form fast entbehrlich; nützlicher wäre eine geographisch geordnete Liste wichtiger, weiterführender Literatur. Von diesen Kleinigkeiten abgesehen ist das Buch ein brauchbarer Feldführer und sicherlich geeignet, das Interesse an Säugetieren zu wecken und zu fördern. R. Hutterer

Czihak, G., H. Langer & H. Ziegler (Herausgeber) (1981): Biologie. Ein Lehrbuch. Dritte, völlig neu bearbeitete Auflage. 944 S., 1235 zum Teil farbige Abb., 2 Falttafeln. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Den Studiengängen an deutschen Universitäten folgend, in denen die einst scharfe Trennung von Zoologie und Botanik zum Teil aufgehoben wurde, versucht auch dieses große deutschsprachige Lehrbuch wohl erstmals, die gesamte moderne Biologie im Zusammenhang darzustellen. Die 1. Auflage 1976 war so schnell vergriffen, daß bereits 1978 eine kaum veränderte, weitere Ausgabe folgte. Die jetzt vorgelegte, 3. Auflage wurde so grundlegend umgestaltet, daß sie in weiten Bereichen ein völlig neues Lehrbuch geworden ist. Der Umfang hat um über 100 Seiten, die Zahl der Abbildungen um etwa 280 zugenommen. Viele Kapitel wurden umgeschrieben und anders geordnet. Hinzugekommen ist ein ganzer Abschnitt über die Bewegungsphysiologie der Tiere. Von den Mitarbeitern an der ersten Auflage sind E. Florey (Physiologie der Tiere), H. Hart (Pflanzensoziologie), H. Mohr (Pflanzenphysiologie), G. Niethammer (Tiergeographie) und H. Ursprung (Entwicklungsbiologie) ausgeschieden, neu eingetreten sind G. Gottschalk (Mikrobiologie), W. Nachtigall (Bewegungsphysiologie der Tiere) und V. Ziswiler (Tiergeographie).

Die gemeinsame Behandlung von Zoologie und Botanik eröffnet neue, reizvolle Vergleiche und ist ökonomisch, da gemeinsame Grundlagen nur einmal besprochen werden müssen. Sie zeigt auch, wo unnötigerweise unterschiedliche Terminologien wie in der Systematik die Verständigung erschweren. Nachteilig allein ist, daß es hier schwerer fällt, sich eine spezielle Formenübersicht zu verschaffen. Ziel der Umgestaltung war es, der schnellen wissenschaftlichen Entwicklung Rechnung zu tragen und einigen Unausgewogenheiten und Versäumnissen zu steuern. Dies ist in ganzen gut gelungen. Allenthalben erscheint der Text durch Umstellungen und Erweiterungen dem neuesten Stand angepaßt, folgerichtiger und verständlicher als die erste Auflage. Neben völlig neuen Abbildungen findet man auch solche, die verbessert oder erweitert worden sind. Die verschiedenen Kapitel sind durch zahlreiche Querverweise verknüpft und sorgfältig aufeinander abgestimmt. Über weite Bereiche sind Präzision und Verständlichkeit bewundernswert. Dazu tragen auch der gute Druck, die klare Wiedergabe der Abbildungen und die Anordnungen vieler Formeln, Kurven und Abbildungen auf dem breiten Rand bei. Es ist nicht möglich, auch nur näherungsweise auf den reichen Inhalt einzugehen, der hervorragend geeignet ist, den Spezialisten über den derzeitigen Stand der Biologie zu informieren. Allerdings sollen einige kritische Anmerkungen zu kleinen Abschnitten über Morphologie und Systematik der Tiere nicht unterdrückt werden, die dem Standard des Werkes nicht entsprechen. Die Baupläne ausgewählter Tierstämme (S. 510ff.) sind zu kurz und oberflächlich behandelt. Das beginnt bei der Terminologie, die Bezeichnungen für embryonale und definitive Strukturen vermengt (z. B. Neuralrohr, Zentralnervensystem und Rückenmark bei Wirbeltieren, Ekto- und Entoderm bei den Epithelien der Coelenteraten), und endet bei der unvollständigen Beschriftung der Abbildungen. Palatoquadratum und Mandibulare am Haischädel und die Mesenterien am Annelidenschema sind z. B. nicht bezeichnet. Wie sich ein Bild beim Gang durch mehrere Lehrbücher allmählich in einer imaginären Richtung verändern kann, zeigt die Dastellung von Spalax, Abb. 6. 54a, in der Tiere von maulwurfartigem Habitus vereint sind und dieser Nager maulwurfartige Hände bekam. Besonders schlecht in auffälligem Kontrast zu dem ausgezeichneten Kapitel ,,Evolution'' ist die ,,Systematik'' geraten. Hier fehlt jeder Hinweis auf die Beziehungen zwischen Systematik und Phylogenie, die besondere Rolle des Artbegriffs (das Wort Art wird auf S. 883 fälschlich in der Bedeutung von ,,Taxon'' verwendet) oder Hennigs Methode der Rekonstruktion stammesgeschichtlicher Aufzweigungsmuster. Dem entspricht eine ,,weiterführende Literatur'', die das wichtigste einschlägige Buch zum Thema, nämlich Mayrs ,,Grundlagen der zoologischen Systematik'', nicht nennt. Dafür verschwommene Bemerkungen über die Bedeutung von Merkmalen, natürliche und künstliche Systeme und Beziehungen zur Nomenklatur. In den Tabellen der Kategorien fehlt für die Zoologie die Unterart. Man findet keinerlei Verweis auf das Kapitel ,,Evolution'', das für die Systematik die Grundlagen liefert, stattdessen Widersprüche auch in Äußerlichkeiten wie der Zahl von Tierarten (1,2 Millionen in Tab. 11.3, dagegen 1,5 Millionen S. 803). Mit der Betrachtung von Lebewesen als Varianten eines Bauplans (S. 883) nähert man sich bedenklich Goethes idealistischer Morphologie. Mit einem Wort, dieses letzte Kapitel müßte von Grund auf umgearbeitet werden, wenn das Buch völlig dem auf dem Buchdeckel gedruckten Anspruch gerecht werden soll, ein ,,Grundlagen-Lehrbuch . . . für das gesamte Studium der Biologie'' zu sein. Denkt man sich aber die relativ wenigen, mangelhaften Seiten fort, kann man es tatsächlich als vorzügliches Lehrbuch einem sehr weiten Interessentenkreis empfehlen.

J. Niethammer

Eisentraut, M. (1982): Im Schatten des Mongo-ma-loba. Tropisches Tierleben in Kamerun und auf der Insel Fernando Poo. 241 S., 107 Farb- und 44 Schwarzweißphotos, 2 Farbtafeln, 38 Strichzeichnungen. Busse, Bonn.

Für jeden Zoologen, der seinen Beruf aus — meist aus früher Kindheit herrührender — Neigung ergriff, hat das Wort ,,Forschungsreise'' einen faszinierenden Klang. Martin Eisentraut hatte die Fähigkeiten und das Glück, eine große Zahl bedeutender Forschungsreisen zu verwirklichen. Die meisten von ihnen führten ihn in das zentrale Afrika: nach Kamerun und auf die Insel Fernando Poo (heute Bioko). Den reichen wissenschaftlichen Ertrag dieser Reisen legte er in zahlreichen Einzelpublikationen und zwei umfangreichen Abhandlungen nieder, doch die sachlich-nüchternen Texte dieser wissenschaftlichen Auswertungen geben kein Zeugnis davon, was eine zoologische Sammel- und Forschungsreise über das Zusammentragen zoologischer Daten hinaus bedeutet. Gerade diesen Aspekt einem größeren Leserkreis näherzubringen, ist das Ziel des neuen Eisentraut'schen Buches. In chronologischer Reihenfolge läßt er den Leser an den verschiedenen Stationen seiner Reisen teilhaben, wobei er aber auch in diesem Genre einer klaren, sachlichen Nüchternheit seines Stils verpflichtet bleibt, die, was seine eigenen Leistungen angeht, eher untertreibt. Bemerkenswert ist die Fülle zoologischer Details, die dem flüssig geschriebenen und angenehm zu lesenden Text entnommen werden können, unterstützt durch die überdurchschnittlich reiche Bebilderung durch vor allem farbige Photos. Doch auch die zahlreichen originalen Strichzeichnungen und die beiden eigens für dieses Buch geschaffenen Farbtafeln von Wolfgang Hartwig verdienen besondere Erwähnung.

Insgesamt hat Eisentraut hier eine über Jahrzehnte rückschauende, auch das erlebnishafte Moment einbeziehende Reiseschilderung vorgelegt, durch die er sich in die Reihe der großen Schilderer der Fauna Afrikas stellt. Dafür ist nicht nur ihm, sondern auch dem Verleger zu danken, der das Buch realisierte, obwohl das Genre, dem es angehört, heute durch die Medien, die bei vielen die Lektüre ersetzen, leider zurückgedrängt ist. Das Buch belehrt und unterhält nicht nur, es weckt auch neue Reiselust!

W. Böhme

Erz, W. (Herausgeber) (1980): Schutz wandernder Tierarten. Naturschutz aktuell Nr. 5. 113 S. Kilda, Greven.

Im Juni 1979 verabschiedeten auf einer Regierungskonferenz die Delegierten von 22 Nationen ein ,,Übereinkommen zur Erhaltung der wandernden wildlebenden Tierarten''. Der Text des Übereinkommens und die dazugehörenden Anhänge sind in dem Band abgedruckt sowie einige Beiträge (Ringelgänse und die Andelgraswiesen im Wattenmeer; am Niederrhein überwinternde Gänse; Robben der Nordsee; Fledermäuse), die beispielhaft aufzeigen, um welche Probleme es beim Schutz wandernder Tierarten gehen kann. Es zeigt sich jedoch, daß wir viele Ursachen katastrophaler Bestandsrückgänge (z. B. bei Fledermäusen) noch nicht einmal kennen, geschweige denn bekämpfen können. H.-H. Witt

Folger, H. (1982): Kolibris. Reihe ,,Exotische Ziervögel''. 174 S., 74 Farbfotos, 19 Abb. Ulmer, Stuttgart.

Mit diesem Buch wendet sich der Autor primär an den fortgeschrittenen Vogelpfleger. In 3 Hauptkapiteln berichtet er über ,,Kolibris in der Natur'', ,,Haltung und Zucht'' und ,,Gattungen und Arten''. Die in Menschenobhut häufiger gepflegten Kolibris werden beschrieben. Ferner werden ihre Herkunft und ihr Lebensraum vermerkt sowie Angaben zur Haltung zusammengefaßt. Unterarten werden zum Teil angegeben.

Schon beim oberflächlichen Lesen fällt eine starke Anlehnung des Autors an bereits vorliegende Publikationen zu diesem Thema auf (u. a. Martin, A., & A. Musy, 1964, Das Leben der Kolibris). Leider wird dieses Werk nur an einer Stelle zitiert, so daß oft der Eindruck von persönlichen Recherchen des Autors entsteht. Auffallend sind ferner viele orthographische Fehler bei wissenschaftlichen Namen (z. B. *Amazilia ,,tzakatl'' = A. tzacatl, ,,Eutoxers'' = Eutoxeres, Selasphorus ,,platicercus'' = S. platycercus*). Im systematischen Abschnitt fehlt in der Liste die Gattung *Androdon* bei der Unterfamilie Phaethornithinae.

Auf die vielen Neubeschreibungen von Trochilidenarten während der letzten 10 Jahre, vor allem aus den peruanischen Anden, geht der Autor mit keinem Wort ein. Leider haben sich außer den formalen Fehlern viele sachliche Unkorrektheiten eingeschlichen. So behauptet Folger, daß es unter den Kolibris keine Art mit einem ,,Prachtkleid'' (gemeint ist das Brutkleid) gibt. Nach unserer heutigen Kenntnis gibt es jedoch mindestens 6 Arten, die vor der Fortpflanzungsperiode in ein Brutkleid mausern (z. B. *Heliomaster squamosus*, *Thaumastura cora*, *Calliphlox amethystina*). Auch im Abschnitt Wärmeregulation werden Oberflächlichkeiten erkennbar, die zu Fehlinterpretationen führen können. Unglücklich ist auch die Behauptung, daß in der Äquatorialzone keine jahreszeitlich bedingte Brutaktivität vorliegt. Sehr wohl entscheiden auch in dieser Klimazone Regen- und Trockenzeit über das Nahrungsangebot an Blütenpflanzen und somit auch über die zeitliche Begrenzung der Brutperiode. Unverständlich ist ferner, daß der Autor die beiden ,,guten Arten'' *Urosticte benjamini* und *Urosticte ruficrissa* als eine Art *Urosticte benjamini ruficrissa* zusammenfaßt.

Bei den Tips zur Haltung und Pflege faßt Folger Bekanntes zusammen, gipfelt aber auch hier wieder in unbelegte Behauptungen (z. B. Eiweißverlust der Tiere durch Importsendungen; der meist hohe Wasserverlust bleibt unerwähnt). Oftmals kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, daß der Autor glaubt, bei Haltungsfragen den Stein der Weisen gefunden zu haben. Meist fehlt jedoch nur das Zitat der Originalarbeit, in der bereits über ähnliche Erfahrungen berichtet wurde.

Viele Farbaufnahmen zeigen Kolibris mit erheblichen Gefiedermängeln und in Schreckhaltung. Leider geben auch einige Farbfotos die Gefiederfarbe nicht korrekt wieder. Bei den Literaturhinweisen fehlt z. T. die Seitenangabe von Zeitschriftenbeiträgen.

Alles in allem hat der Autor die Chance vertan, eine moderne Einführung in die Kolibrihaltung zu geben. K.-L. Schuchmann

Gärtner, G. (1981): Zahnkarpfen, die Lebendgebärenden im Aquarium. 152 S., 50 Farbfotos, 4 Zeichnungen. Ulmer, Stuttgart.

Dieses Buch behandelt zahlreiche Fische der Familie Poeciliidae, die als die eigentlichen sogenannten lebendgebärenden Zahnkarpfen den Hauptteil des Bandes ausmachen. Zusätzlich werden die vornehmlich süßwasserbewohnenden Vertreter der Familie Exocoetidae (Halbschnäbler) einbezogen, wobei die meeresbewohnenden Exocoetiden (Fliegende Fische) wegfallen. Weitere Ergänzungen stellen die Familien Goodeidae (Zwischenkärpflinge), Anablepidae (Vieraugen) und Jeninsidae (Linienkärpflinge) dar. Allen diesen erwähnten Fischen ist gemein, daß sie entweder lebendgebärend sind oder zumindest eine innere Befruchtung haben, und daß viele davon in der Aquaristik von Bedeutung sind. So ist dieses Buch hauptsächlich auf den Aquarianer zugeschnitten, enthält aber auch allgemeinbiologische Angaben bis hin zu taxonomischen Übersichtslisten, die praktischerweise farblich vom restlichen Druck abgesetzt sind. Auf der langjährigen Erfahrung des Autors beruhend werden zahlreiche Angaben über Haltung und Zucht gemacht, und zwar sowohl im allgemeinen Teil als auch bei der Abhandlung der einzelnen Arten, wobei besonderer Wert auf die jeweiligen speziellen Bedürfnisse gelegt wird. Angaben von Merkmalen sowie auch viele Farbfotos stellen eine wichtige Erkennungshilfe dar. K. Busse

Glutz von Blotzheim, U.N. (Herausgeber) (1982): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bände 8/I und 8/II, bearbeitet von U.N. Glutz von Blotzheim und K.M. Bauer. Band 8/I: S. 1—699, Band 8/II: S. 700—1270. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden. Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und der Basler Stiftung für biologische Forschung.

Nachdem Band 9 des Handbuchs der Vögel Mitteleuropas, der die Behandlung der Non-Passeriformes zum Abschluß bringt, schon im Jahre 1980 erschienen war, liegt nun auch Teil 8 des Handbuchs vor. Angesichts unseres inzwischen recht umfangreichen Wissens über die darin behandelten Vogelgruppen — Raubmöwen, Möwen und Seeschwalben — ergab sich bei ihrer Darstellung ein so umfangreicher Text, daß seine Verteilung auf zwei Bände erforderlich wurde. Wieder zwingt die Fülle der hier mit überragender Sachkenntnis zusammengetragenen Information den Ornithologen zu uneingeschränkter Bewunderung; dem Auskunft suchenden Nicht-Ormithologen, der zu diesen Bänden greift, dürfte es freilich eben diese Fülle nicht leicht machen, trotz der geschickten Gliederung des Textes sich bis zu der gesuchten Information durchzuarbeiten; denn wie in den voraufgehenden Bänden stellen die Kapitel über die einzelnen Arten jeweils kleine Monographien dar. So sind z. B. der Lachmöwe 88, der Lilbermöwe 85 (wenn man die Weißkopfmöwe hinzurechnet sogar 113), der Flußseeschwalbe reichlich 55 Seiten gewidmet. Nichtsdestoweniger muß den Verfassern für die erschöpfende Darstellung unseres Wissens unser aller Dank gezollt werden, wenn auch die Frage bleibt, ob solche Ausführlichkeit, die überdies das Werk für viele sicher im Preis unerschwinglich macht, nicht jene Subskribenten etwas enttäuscht, die, als 1966 der erste Band des Werkes erschien, eine ähnlich gedrängte Zusammenfasung unseres derzeitigen Wissens über die Vögel Europas erwarteten, wie sie s. Z. das dreibändige Niethammersche Handbuch geboten hatte. Im vorliegenden Teil 8 des Handbuchs von Glutz von Blotzheim kommt erfreulicherweise nun auch die Systematik mehr als in den früheren Bänden zu ihrem Recht. Auch wenn man z. B. die Zweiteilung der Silbermöwe in die beiden Arten *Larus argentatus* und *L. cachinnans* mit einiger Skepsis betrachtet, so ist doch wohl die Darstellung der Systematik und Taxonomie der *Larus-argentatus-*

Artengruppe (durch J. Haffer und unter Berücksichtigung der Arbeiten von Devillers) die beste neuere Zusammenfassung unseres Wissens über diese ebenso schwierige wie interessante Gruppe. Es ist zu hoffen, daß nun auch in den kommenden, den Passeriformes gewidmeten Bänden der Systematik der Gruppen und Arten mehr Platz eingeräumt wird als früher geschah: der diskussionswürdigen Probleme gibt es genug. Freilich wird es wohl, ohne den Stil des Handbuchs zu sehr zu verändern, auch in Zukunft nicht möglich sein, den Wunsch mancher Ornithologen nach dem Zitat der Originalbeschreibung der Arten und Gattungen zu erfüllen (oder sogar den des einen oder anderen Systematikers unter den Benutzern des Werkes nach einer vollständigen Synonymie der Artnamen, die zwar gewiß von der Mehrzahl der heutigen Ornithologen nicht mehr gefragt ist, aber in einem Werk von Umfang und Ausführlichkeit des vorliegenden durchaus ihren Platz haben könnte: die letzte, zudem nicht ganz fehlerfreie, erschien für die europäischen Vögel vor mehr als einem halben Jahrhundert bei Hartert, Die Vögel der paläarktischen Fauna, Berlin 1903—1938!). Was auch immer aber an kleinen Wünschen übrig bleibt, das Handbuch der Vögel Mitteleuropas gehört zu jenen Werken, die gewöhnlich nur einmal in einem Jahrhundert geschrieben werden, und davon überzeugen auch die jetzt erschienenen Bände 8/I und 8/II dieser großartigen Publikation. H. E. Wolters

Gruner, H.-E. (Herausgeber) (1982): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Begründet von A. Kaestner. Band 1: Wirbellose Tiere, 3. Teil: Mollusca, Sipunculida, Echiurida, Annelida, Onychophora, Tardigrada, Pentastomida. Bearbeitet von H.-E. Gruner, G. Hartmann-Schröder, R. Kilias und M. Moritz. 4., völlig neu bearbeitete Auflage. 608 S., 377 Abb. Fischer, Jena.

Der erste Teil von Band 1 der 4. Auflage des Kaestner'schen Lehrbuchs wurde hier schon besprochen (Bonn. zool. Beitr. 33, 105). Teil 2 (Coelenteraten, Plathelminthen, Nemathelminthen und einige kleinere Stämme) soll 1983 erscheinen, die übrigen Wirbellosen werden in drei weiteren Teilen herauskommen. Im vorliegenden Band wurden die Mollusken von Kilias, die Sipunculiden und Echiuriden von Gruner, die Anneliden von Hartmann-Schröder und die Onychophoren, Tardigraden und Pentastomiden von Moritz bearbeitet. Die ausgewertete Literatur reicht bei manchen Klassen bis zum Jahr 1978, bei anderen nur bis 1974 und ist übersichtlicher angeordnet als früher. Im Vergleich zur letzten Auflage 1969 hat sich der Umfang ungefähr verdoppelt. Die Erweiterung betrifft alle Teile gleichmäßig. Wo auch immer man beide Teile vergleicht, ob man die Organisation der Caudofoveaten, die Cuticula der Tardigraden oder die Ernährungsweise der Pentastomiden vornimmt: Überall wurden Wissenslücken geschlossen und Angaben präzisiert. Obwohl von einem Lehrbuch eher zum Umfang eines Handbuches angeschwollen, erscheint auch dieser Teil klarer gegliedert und übersichtlicher. An äußerlichen Veränderungen fallen besonders ganzseitige Zusammenstellungen von Formbeispielen aus den verschiedenen Tiergruppen auf. Der Index wurde in ein Tiernamen- und ein Sachregister aufgespalten. Die gleichmäßig kompetente und solide Ausführung dieses Teils entspricht in der Qualität vollkommen dem Teil 1 und ist geradezu unverzichtbar, da es vergleichbar umfassende und moderne Werke über die behandelten Tiergruppen nicht gibt. J. Niethammer

Immelmann, K. (1982): Wörterbuch der Verhaltensforschung. 317 S., 123 Abb. Parey, Berlin & Hamburg.

Nach einem Verzeichnis ethologischer Begriffe im Rahmen des von ihm herausgegebenen Sonderbandes 'Verhaltensforschung' zu 'Grzimeks Tierleben' sowie einer später erschienenen Sammlung von Begriffserklärungen zur Ethologie in der Reihe 'Geist und Psyche' legt der Autor nun ein 'Wörterbuch der Verhaltensforschung' vor. Er weist in der Einleitung selbst auf die Schwierigkeiten bei der Zusammenstellung eines solchen

Wörterbuches für das relativ junge Forschungsgebiet Ethologie hin: es sollte eine Auswahl von Begriffen allgemeiner Bedeutung darstellen und solche fortlassen, die nur einen speziellen Sachverhalt bei einer kleinen Anzahl von Tierarten betreffen; es sollte deutlich werden, daß eine ganze Reihe von Begriffen in der ethologischen Literatur durchaus uneinheitlich verwendet wird und andere für Sachverhalte geprägt wurden, die sich nicht eindeutig fassen lassen oder von ähnlichen Phänomenen nicht sicher abzugrenzen sind. Der Autor betont auch seine Hoffnung, daß Fachkollegen sein Buch als eine Anregung auffassen, noch vage Begriffe in ihrem Inhalt eindeutig zu definieren.

Man kommt nicht umhin, dieses Buch mit dem 1977 im selben Verlag erschienenen 'Ethologischen Wörterbuch' von A. Heymer zu vergleichen, auch wenn sich beide Bücher etwas in ihrer Konzeption unterscheiden. Dabei zeichnet sich die Neuerscheinung sowohl durch die sinnvolle Beschränkung bei der Auswahl der aufgeführten Begriffe als auch durch die abgewogene Erklärung aus, die auch auf voneinander abweichende Auffassungen hinweist. Auch wenn dieses Buch für ein breites Spektrum von Benutzern gedacht ist, bleibt allerdings zu fragen, ob Stichworte wie beispielsweise Enzym, Gamet, Genom oder auch Sekretion hier unbedingt aufgenommen werden mußten.

Im Interesse ethologischer Forschung ist zu wünschen, daß dieses Buch in der Fachliteratur zu größerer begrifflicher Klarheit und Sorgfalt beiträgt. G. Peters

Kahl, M.P. (1981): Welt der Störche. 96 S., 70 schwarzweiße Fotos. Parey, Hamburg & Berlin.

In diesem Band sind alle 17 lebenden Storchenarten abgehandelt. Jede Art wird in mindestens einem Foto vorgestellt und in einem knappen Absatz beschrieben. Weitere Kapitel behandeln Nahrung und Nahrungserwerb, Balz und Brut, Ortswechsel und Zug sowie das Verhältnis von Störchen und Menschen. Der Übersetzer, E. Schüz, hat die deutsche Ausgabe mit einem Kapitel ergänzt, in dem die Biologie des Weißstorches und die seine Existenz bedrohenden Faktoren in Westeuropa, auf dem Zug und in Afrika dargelegt werden. Die vielen gelungenen Fotos, die leider nicht in Farbe präsentiert werden, zeigen die Störche überwiegend am Nest bei der Balz, Revierverteidigung, Brüten, Fütterung der Jungen, aber einige sind auch Flugaufnahmen oder bei der Nahrungssuche aufgenommen. Der gut lesbare Text bietet eine populärwissenschaftliche Zusammenfassung der Kenntnis von den Lebensbedingungen und -äußerungen der Störche. Zur Vertiefung wird eine Reihe wissenschaftlicher Publikationen im Anhang aufgeführt. Gut finde ich auch die Aufstellung zur Storchensystematik mit der kurzen Diskussion der Gliederungsmöglichkeiten. H.-H. Witt

Klafs, G., & J. Stübs (Herausgeber) (1977): Die Vogelwelt Mecklenburgs, Band 1. 258 S., 17 Diagramme, 41 Verbreitungskarten, 32 Fototafeln. Fischer, Jena.

Der allgemeine Teil umfaßt die Kapitel: Zur Geschichte der ornithologischen Forschung; Landschaftsgliederung; Vegetation; Zur Geschichte der Avifauna auf Grund subfossiler Nachweise; Die Entwicklung der Landnutzung und ihre Wirkungen auf die Vogelwelt des Gebietes; Naturschutz, Vogelschutz und Jagd in der Gegenwart. Im speziellen Teil weist ein Verzeichnis auf Arbeiten mit Siedlungsdichteangaben. Mehrere Tabellen geben statistische Angaben zum Gesamtgebiet. In der Artenliste sind die Daten für jede Art in die Abschnitte: Verbreitung, Lebensraum, Bestandsdichte und -veränderungen, Wanderungen zusammengefaßt. In den 41 Verbreitungskarten werden Brut- und Rastvorkommen ausgewählter Vogelarten dargestellt, hauptsächlich Enten- und Limikolenarten, aber auch Kleinvögel wie Schwirle, Grüner Laubsänger, Nachtigall, Sprosser und Karmingimpel. Auf 20 Seiten wird die ausgewertete Literatur aufgeführt. Hier ist eine Fülle von Informationsmaterial zusammengetragen und oftmals in sehr lesbarer Form aufgearbeitet worden. H.-H. Witt

Knoblauch, G. (1980): Die Vogelwelt des Naturschutzgebietes ,,Heiliges Meer''. Vogelkundliche Bibliothek, Band 11. 73 S. Kilda, Greven.

Zunächst werden die wichtigsten Vegetationsgruppen aufgeführt. Es schließt sich eine kommentierte Artenliste an, die z. T. Angaben über Erstankunft, Erstgesang, Durchzugs- und Rastzahlen enthält. Im zweiten Teil werden quantitative Untersuchungen des Brutvogelbestandes vorgestellt, die aufgeschlüsselt sind nach Bestandsänderungen, Siedlungsdichte und Biotopwahl. Die Bestandsaufnahmen wurden 1955 und 1974 durchgeführt. Über 20 Jahre wurden auch die Wintergäste erfaßt. Die Ergebnisse werden in mehreren Tabellen dargestellt. H.-H. Witt

Kraus, W.(†), & W. Schröder (1983): Das Gamswild. 3., neubearbeitete Auflage. 232 Seiten mit 136 Einzeldarstellungen in 90 Abbildungen und mit 23 Tabellen. Parey, Hamburg & Berlin.

Diese dritte, im bekannten vorzüglichen Rahmen des Parey-Verlages erschienene Auflage des Buches bringt schon im Klappentext zusammengefaßt den Inhalt, die Gliederung und die besonderen Schwerpunkte nach modernen Gesichtspunkten. Die Hauptabschnitte behandeln: Naturgeschichte, Verhalten, Ökologie, Hege, Jagd und die Krankheiten. — Die Schrift verdient den Untertitel ,,Ein klassisches Beispiel für biologische Anpassung'', denn wie ein roter Faden zieht sich der Hinweis auf altbekannte und neu entdeckte Anpassungen: von der Biologie in allen Einzelheiten, dem Verhalten mit den verschiedenen Funktionen, der Rudelbildung, den Paarungskämpfen, der Auswahl des Lebensraumes (Schutz durch Felsen, Anpassung an die Nadelhölzer und Strauchheide als Nahrung in den montanen Gebieten, die keine künstliche Fütterung erfordert) bis zu dem gut ausgeprägten Sehvermögen in den weiträumigen Gebirgslagen. Ferner die Anpassung an den Menschen und die Touristik bis schließlich zu der Anpassung der Pflanzen an die Huftiere in Europa überhaupt und zu dem Fehlen dieser Abwehr bzw. Anpassung der Pflanzen in Neuseeland. — Dadurch ist das Buch sehr lesenswert, denn es ist nicht — wie man vermuten könnte — nur für den Jäger geschrieben (von 230 Seiten sind nur 122 der Hege und Jagd gewidmet), sondern die natürlichen Lebensabläufe in einem weitgehend noch natürlichen, ungestörten Lebensraum können immer wieder als gutes Beispiel für eine hervorragende Einpassung in eine Biozönose gezeigt werden, und die wenigen ,,hegerischen'', d. h. jagdlich im Sinne der Trophäenverbesserungen und Bestandsvermehrungen ausgerichteten Vorhaben (glücklicherweise ist die Krucke des Bockes praktisch durch züchterische Maßnahmen und Fütterung nicht zu verstärken im Gegensatz z. B. zu den Schnecken beim Muffelwild! Auch der begehrte Gamsbart ist bei älteren Böcken schlechter) finden bei den Verfassern wenig Unterstützung. Es werden, im Gegenteil, die in der Jägerei heute noch üblicherweise angeführten Argumente für die beliebten Jagdmethoden, wie Einzelpürsch gegenüber dem Riegeln, Bestandsregulation mit der Büchse an Stelle der verschwundenen Raubtiere, Vermeiden der Abschüsse der Kitze und jüngeren Jahrgänge auf Kosten der alten Böcke, in ihrer Wirkung in Frage gestellt und vorsichtig abgelehnt. Es ist erstaunlich, daß die Verfasser letzten Endes zu dem Ergebnis kommen, daß es am besten für das Wild und den mit ihm in Berührung kommenden Menschen ist, möglichst wenig, und wenn, dann selten, an allem zu rühren, — das Gamswild ist so gut an die Bergreviere angepaßt, daß es keiner menschlichen Eingriffe bedarf!

Hervorzuheben sei hier aber außer diesem Generalthema ,,Anpassung'' die vorzügliche, leicht verständlich geschriebene und gut bebilderte Abhandlung der Krankheiten am Schluß des Buches. — Das Literaturverzeichnis umfaßt 78 — natürlich fast ausschließlich deutsche — Titel, in erster Linie der letzten beiden Jahrzehnte. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß die größere Variation der alpinen Gemsenpopulation gegenüber den mediterranen und die Vermischung der Alpengemsen infolge mehrerer(!) Einwanderungsschübe im Diluvium und andererseits die morphologische

Übereinstimmung Schweizer Gamspopulationen (Säntisgemse z. B.) mit der Pyrenäengemse bereits 1919 von dem schweizerischen Zoologen G. v. Burg ausführlich diskutiert wurde. — In eigener Sache sei zum Schluß dem Ref. noch zu den erwähnten Farbabweichungen der Gemse eine Bemerkung erlaubt: Es ist wohl nur eine Vermutung, daß die melanistische Mutante der ,,Kohlgams'' in der Vererbung dominant gegenüber der Normalfarbe sein soll, sind doch z. B. die ,,schwarzen'' Rehe aus dem Wesergebiet und die meisten schwarzen Varianten der Hausziegenrassen gegenüber der Wildfarbe rezessiv! — Im ganzen findet der Schlußsatz der 3. Auflage seine volle Berechtigung: Das Buch soll dem Gamswild zum Wohl und dem Leser zur Freude dienen!

E. von Lehmann

Wolters, H.E. (1980—82): Die Vogelarten der Erde. Eine systematische Liste mit Verbreitungsangaben sowie deutschen und englischen Namen. Lieferungen 5—7 (pp. 321—748 und I—XX). Parey, Hamburg & Berlin.

Das seit 1975 erscheinende Werk wird damit abgeschlossen. In Lief. 5 und 6 wird die Auflistung der Passeriformes zu Ende geführt, wobei wiederum die Anordnung der Familien — ohne Rücksicht auf bisherige Vorstellungen — in streng cladistischem Sinne den mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Beziehungen im System gerecht zu werden versucht: insofern als aus Gründen der Vorsicht die Zahl der Taxa eher vervielfacht, statt dem derzeitigen Trend entsprechend reduziert wird. So wie vorher die Neuweltgeier als eigene Ordnung Cathartiformes von den übrigen Greifvögeln abgesondert oder die Alcediniformes von den Coraciiformes getrennt wurden, finden sich auch diesmal weitgehende Aufteilungen bzw. Untergliederung sowohl bei Familien (z. B. bei den Timalien) als insbesondere Gattungen: so werden die etwa 45 Arten des Genus *Cisticola* früherer Autoren auf 7 Gattungen verteilt, und die für ornithologische Verhältnisse ungewöhnlich weit gefaßte Gattung *Turdus* mit bisher weit über 100 Arten erscheint in 15 Genera aufgegliedert. Gewiß wird ein derart kompromißloses Verfahren keineswegs überall Beifall finden und werden die neuen Namenskombinationen damit verschwindende bzw. ,,liebgewonnene'' — wobei sich Referent nicht auszunehmen vermag — nur allmählich ersetzen können; in vorliegenden Lieferungen überdies für 9 neue Gattungen, 2 neue Untergattungen und 2 präokkupierte Subspeziesnamen. Da aber aus zunächst divergenten Auffassungen sehr wesentliche Triebkräfte für weitere Forschung erwachsen können, kommt dem auf überragendem Sachwissen und beispielhaftem Fleiß basierenden Werk des Verfassers eine derzeit kaum abschätzbare hohe Bedeutung zu, zumal es die erste Übersicht über alle Vogelarten der Welt in deutscher Sprache darstellt. Nur 1 Species, nämlich *Ifrita kowaldi* von Neuguinea, fehlt und muß nachgetragen werden: laut freundlicher Information der Autors durch den geplanten Wechsel von den Orthonychidae zu den Maluridae, was bei der Drucklegung der ,,Nachträge'' unterblieb. Den letzteren folgt eine willkommene Übersicht über die Autoren der wissenschaftlichen Vogelnamen (mit Geburts- und Todesdaten) und anschließend der 82 Seiten umfängliche Index der wissenschaftlichen, deutsch- und englischsprachigen Namen. In seinem Nachwort betont Dr. Wolters, daß seine ,,Liste'' ,,nur ein kleiner Schritt zu einem vollkommeneren System der Vögel als dem von Buch zu Buch abgeschriebenen'' sein könne. Mir scheint, daß — wie bei der paläarktischen Avifauna ,,vom Hartert'' und später ,,vom Vaurie'' gesprochen wurde und wird — künftig bei allen die Weltornis betreffenden taxonomischen und ihnen zugeordneten Problem ,,dem Wolters'' ein sehr gewichtiger Rang zukommen wird.

H. Kumerloeve

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Jahrgang 34 **1983** **Heft 1—4**

Inhalt des 34. Jahrganges

Aellen, V.: Migrations des chauves-souris en Suisse 3
Batten, R.: Two new *Ectasiocnemis* (Anaspidinae, Coleoptera Mordellidae) from Afghanistan and a case of synonymy 485
Bischoff, W., siehe Joger, U.
Coiffait, H.: *Philonthus* afghans du Muséum A. Koenig de Bonn avec description de quatre espèces nouvelles (Coleoptera, Staphylinidae) 477
Dieterlen, F.: Zur Systematik, Verbreitung und Ökologie von *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 (Muridae; Rodentia) 73
Elzen, P. van den: Zur Herpetofauna des Brandberges, Südwest-Afrika 293
Elzen, R. van den, & C. König: Vögel des (Süd-)Sudan: taxonomische und tiergeographische Bemerkungen 149
Hughes, B.: African snake faunas 311
Joger, U., & W. Bischoff: Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln 459
Kıvanç, E.: Die Haselmaus, *Muscardinus avellanarius* L., in der Türkei 419
Kiziroğlu, I.: Biometrische Untersuchungen an vier Meisen-Arten (*Parus* spp.) in der Umgebung von Ankara 453
König, C., siehe Elzen, R. van den
Krapp, F.: Pantopoden aus Nordwestafrika (Pycnogonida) 405
Krüger, K., siehe Schuchmann, K.-L.
Kumerloeve, H.: Zur Kenntnis altägyptischer Ibis-Darstellungen, unter besonderer Berücksichtigung des Waldrapps, *Geronticus eremita* (Linnaeus, 1758) 197
Lukoschus, F.S., siehe Mertens, L.A.J.M.
Mertens, L.A.J.M., F.S. Lukoschus & W.B. Nutting: *Demodex huttereri* spec. nov. (Acarina: Prostigmata: Demodicidae) from the Meibomian glands of *Apodemus agrarius* (Rodentia: Muridae) 489
Müller, E.F.: Wärme- und Energiehaushalt bei Halbaffen (Prosimiae) 29
Naurois, R. de: Les oiseaux reproducteurs des îles de São Tomé et Principe: Liste systématique commentée et indications zoogéographiques 129
—: Falconidae, Psittacidae et Strigiformes des îles de São Tomé et Principe (Golfe de Guinée) 429
Nilson, G.: A new subspecies of the Asiatic pit viper *Agkistrodon halys* Pallas, 1776 (Serpentes, Viperidae) from Afghanistan 469
Nowak, E.: Die Schopfkasarka, *Tadorna cristata* (Kuroda, 1917) — eine vom Aussterben bedrohte Tierart (Wissensstand und Vorschläge zum Schutz) ... 235
Nutting, W.B., siehe Mertens, L.A.J.M.
Oosterbroek, P., siehe Theowald, Br.
Peters, G.: Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Karakal, *Caracal caracal* (Schreber, 1776) (Mammalia, Carnivora, Felidae) 107

Prinzinger, R., siehe Schuchmann, K.-L.
Roer, H.: Aktionsraum und Anpassungsphänomene des Dünenkäfers *Onymacris laeviceps* Gebien (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) in der Namibwüste 357
Schuchmann, K.-L., K. Krüger & R. Prinzinger: Torpor in hummingbirds 273
Theowald, Br., & P. Oosterbroek: Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden III. Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen (Diptera, Tipulidae) 371
Ulrich, H.: Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt) 395
Wolters, H.E.: Zur Systematik einiger Passeres aus Kamerun 279
Zum achtzigsten Geburtstage von Prof. Dr. Martin Eisentraut 1
Dr. Karl Heinz Lüling 70 Jahre (K. Busse) 417
Buchbesprechungen 499

Verzeichnis der Neubenennungen im 34. Jahrgang

Mammalia:

Colomys goslingi eisentrauti Dieterlen n. ssp.	89
Colomys goslingi ruandensis Dieterlen n. ssp.	89
Muscardinus avellanarius abanticus Kıvanç n. ssp.	421

Aves:

Oreocossypha Wolters n. gen.	280
Prosheppardia Wolters n. gen.	283
Zosterops poliogaster gerhardi van den Elzen & König n. ssp.	164

Reptilia:

Agkistrodon halys boehmei Nilson n. ssp.	470
Tarentola gomerensis Joger & Bischoff n. sp.	460
Tarentola boettgeri hierrensis Joger & Bischoff n. ssp.	464

Coleoptera:

Ectasiocnemis contorta Batten n. sp.	487
Ectasiocnemis horaki Batten n. sp.	485
Philonthus arachosicus Coiffait n. sp.	478
Philonthus gemelloides Coiffait n. sp.	479
Philonthus gilvisuturatus Coiffait n. sp.	481
Philonthus pagmanensis Coiffait n. sp.	482

Acarina:

Demodex huttereri Mertens, Lukoschus & Nutting n. sp.	489

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1

Neben den BONNER ZOOLOGISCHEN BEITRÄGEN gibt das Institut zwei weitere Serien heraus:

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Längere Arbeiten über ein in sich abgeschlossenes Thema, die einzeln in unregelmäßigen Abständen erscheinen und fortlaufend numeriert sind. Bestellungen sind an die Bibliothek des Instituts zu richten, die angegebenen Preise verstehen sich einschließlich Versandkosten. Folgende Monographien liegen vor:

1. Naumann, C.M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera). 1971, 190 S., DM 35,—
2. Ziswiler, V., H.R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln, DM 35,—
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln, DM 45,—
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 25,—
5. Ulrich, H.: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S., DM 15,—
6. Jost, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S., DM 27,—
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Colombia, South America. 1975, 182 S., DM 35,—
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 30,—
9. Raths, P., & E. Kulzer: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel, DM 18,—
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Falttafel, DM 16,—
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln, DM 35,—
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus, R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 25,—
13. Homberger, D.G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S., DM 30,—
14. Kullander, S.O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Cichlidae). 1980, 152 S., DM 25,—
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleichen zum Waldkauz (*Strix aluco*). 1980, 66 S., DM 16,—
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S., DM 30,—
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Sacrabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S., DM 15,—

18. Hutterer, R., & D.C.D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 15,—

MYOTIS. Mitteilungsblatt für Fledermauskundler

Mit der Übernahme der Fledermaus-Beringungszentrale für die Bundesrepublik Deutschland und Österreich wurde die Herausgabe eines Mitteilungsblattes aktuell, das neben Originalarbeiten Berichte über Forschungsergebnisse aus dem europäischen Raum, Informationen zum nationalen und internationalen Fledertierschutz und Übersichten über die neuere Literatur gibt. Die Zeitschrift erscheint in Jahresheften, deren Preis sich nach dem Umfang richtet; die Jahrgänge 18 und 19 sind zu einem Doppelheft zusammengefaßt. Lieferbar sind die Hefte 8 (1970), 9 (1971) und 11 (1973) bis 17 (1979) zum Preis von je 20 DM, Heft 18/19 (1980/81) zu 28 DM und Heft 20 (1982) zu 15 DM, alle Preise einschließlich Versandkosten. Bestellungen sind unter der Bezeichnung „MYOTIS'' an das Institut zu richten.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON, D.C.

ICI '86

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01257 3556